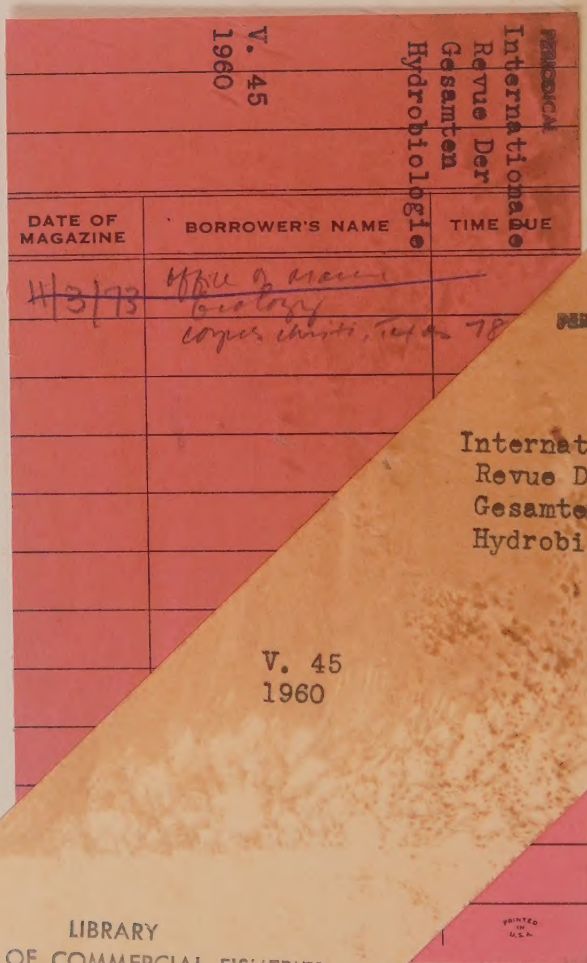
LIBRARY
BU[illegible] F COMMERCIAL FISHERIES
U. S. FISH AND WILDLIFE SERVICE
P. O. BOX 3830
HONOLULU HAWAII



Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/internationale-revue-der-gesamten-hydrobiologie_1960_45

3543
v. 45
1960

INTERNATIONALE REVUE
DER GESAMTEN HYDROBIOLOGIE

Band 45 · 1960

INTERNATIONALE REVUE
DER GESAMTEN HYDROBIOLOGIE

Begründet von R. Woltereck

HERAUSGEGEBEN VON

Hubert Caspers, Hamburg · Fritz Gessner, Kiel
Arno Wetzel, Leipzig

UNTER MITARBEIT VON

P. Bourrelly, Paris · V. Brehm, Lunz · B. Fott, Prag · D. G. Frey, Bloomington
H. Luther, Helsinki · R. Margalef, Barcelona · C. H. Mortimer, Millport
H. Oka, Tokio · W. Rodhe, Upsala · W. Schäperclaus, Berlin
V. Tonolli, Pallanza · L. Zenkevitch, Moskau

BAND 45 · 1960

LIBRARY
BUREAU OF COMMERCIAL FISHERIES
U. S. FISH AND WILDLIFE SERVICE
P. O. BOX 3830
HONOLULU HAWAII

Band 44 und Band 45 sind erschienen im
VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin[1]).
Ab Band 46, Heft 1, erscheint die
„Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie“ im
Akademie-Verlag GmbH Berlin

[1]) Nachlieferung durch den Akademie-Verlag

Die „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie“ veröffentlicht Originalarbeiten aus allen Zweigen der Hydrobiologie.

Bezugsmöglichkeiten:

Bestellungen durch eine Buchhandlung oder an die Auslieferungsstelle, Firma KUNST UND WISSEN, Erich Bieber, Stuttgart S, Wilhelmstraße 4—6, bzw. an den Deutschen Buch-Export und -Import GmbH, Leipzig C 1, Postschließfach 276, oder direkt an den Akademie-Verlag GmbH, Berlin W 8, Leipziger Straße 3—4.

Schriftleitung und Verlag:

Akademie-Verlag GmbH, Berlin W 8, Leipziger Straße 3—4, Fernruf: 22 04 41, Telex-Nr.: 011 773, Postscheckkonto: Berlin 350 21. Bestellnummer: 1071. Die „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie“ erscheint jährlich in einem Band mit etwa 640 Seiten in 4 vierteljährlich aufeinanderfolgenden Heften. Bezugspreis je Band DM 120,—, je Heft DM 30,— zuzüglich Porto und Versandspesen. Alle Rechte vorbehalten. Nachdruck, auch auszugsweise, ist nur mit Genehmigung des Verlages gestattet. Veröffentlicht unter der Lizenznummer 5431 des Ministeriums für Kultur. Gesamtherstellung: Druckerei „Magnus Poser“ Jena. Printed in Germany. ES. 18 G 1.

INHALTSVERZEICHNIS

Originalarbeiten

Beklemishev, C. W.: Biotope and Community in Marine Plankton 297

Brock, Vernon E.: The Introduction of Aquatic Animals into Hawaiian Waters 463

Caspers, Hubert, u. Schulz, Helmut: Studien zur Wertung der Saprobiensysteme. Erfahrungen an einem Stadtkanal Hamburgs 535

Décloitre, L.: Perfectionnements apportés à un appareil pour une technique d'isolement des microorganismes du sol, des mousses, des eaux 169

Elbertzhagen-Beil, Regina: Ein stoffwechselphysiologischer Beitrag zum Heterophylliequeproblem bei Wasserpflanzen (Untersucht an den Sommer- und Winterblättern von *Ceratophyllum*) 81

Gessner, Fritz: Limnologische Untersuchungen am Zusammenfluß des Rio Negro und des Amazonas (Solimões) 55

Gessner, Fritz: Untersuchungen über den Phosphathaushalt des Amazonas 339

den Hartog, C.: Comments on the Venice-System for the Classification of Brackish Waters 481

Hrbáček, J., and Hrbáčková-Esslová, M.: Fish stock as a protective agent in the occurence of slow-developing dwarf species and strains of the genus *Daphnia* 355

Ivlev, V. S.: Die Verteilung der Jungfische bei Gradientbeleuchtung 567

Jarke, Joachim: Beitrag zur Kenntnis der Foraminiferenfauna der mittleren und westlichen Barents-See 581

Kay, Alison: The Functional Morphology of *Cypraea caputserpentis* L. and an Interpretation of the Relationships among the Cypraeacea 175

Kliffmüller, Richard: Beiträge zum Stoffhaushalt des Bodensees. I. Die in den Bodensee (Obersee) eingebrachten Schmutz- und Nährstoffe und ihr Verbleib (Versuch einer bilanzmäßigen Erfassung für 1958/59) 359

Koblenz-Mishke, O. J.: On the Study of Primary Production in the Sea by Soviet Scientists 319

Kornicker, Louis S., and Conover, John T.: Effect of High Storm Tide Level on Beach Burial of Jellyfish (Scyphozoa) and other Organisms 203

Kosswig, C.: Zur Phylogenese sogenannter Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren . . . 493

Macan, T. T.: The Effect of Temperature on *Rhitrogena semicolorata* (Ephem.) 197

Margalef, Ramón: Ideas for a synthetic approach to the ecology of running waters . . . 133

Meinken, Hermann: Eine neue *Apistogramma*-Art (Pisces; Percoidea, Cichlidae) 655

Nümann, Wilhelm: Limnologische Untersuchung einiger anatolischer Seen 11

Pannier, Federico: Physiological Responses of Podostemaceae in their natural habitat . 347

Ponomareva, Larissa A.: The Euphausiid Plankton of the Far-Eastern Seas and the Northwestern Pacific 303

Riedl, Rupert: Ein Kinemeter zur Beobachtung von Dredgen in beliebigen Tiefen . . 155

Schwarz, Siegfried: Hydrographisch-meteorologische und biologische Beobachtungen in den Brackgewässern um Hiddensee 327

Sebestyén, Olga: On the food niche of *Leptodora kindtii* Focke (Crustacea, Cladocera) in the open water communities of Lake Balaton 277

Semina, H. J.: The Influence of Vertical Circulation on the Phytoplankton in the Bering Sea 1

Siebeck, Otto: Die Bedeutung von Alter und Geschlecht für die Horizontalverteilung planktischer Crustaceen im Lunzer Obersee 125

Siebeck, Otto: Untersuchungen über die Vertikalwanderung planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse 381

Smirnov, S.: Die Gattung *Kuznetzovia*, ein abnormer *Diaptomus graciloides* (Crust. Copepoda). Mit einer Nachschrift von V. Brehm 663

Stromenger-Klekowska, Zuzanna: Cycles annuels des Cladocères dans les étangs à Poissons 215

v. Tümpling, Wolf: Probleme, Methoden und Ergebnisse biologischer Güteuntersuchungen an Vorflutern, dargestellt am Beispiel der Werra 513

Wieser, Wolfgang: Populationsdichte und Vertikalverteilung der Meiofauna mariner Böden 487

Wunder, W.: Einpflanzung von Fremdkörpern aus Kunststoffen und anderem in die Muskulatur und in die Leibeshöhle von Fischen. Versuche an Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) 283

Zahn, Manfred: Eine neue Wassertemperaturorgel 455

Zahner, Rudolf: Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung 101

Nachrufe

H. Liebmann: Reinhard Demoll zum Gedächtnis 461

I. Findenegg: Franz Sauberer † 173

Franz Ruttner: Prof. Dr. Dr. h. c. August Thienemann (geb. 7. September 1882 in Gotha, gest. 22. April 1960 in Plön) 317

Buchbesprechungen

Barnes, H.: Oceanography and Marine Biology. A Book of Techniques 309

Borchert, H.: Ozeane Salzlagerstätten. Grundzüge der Entstehung und Metamorphose ozeaner Salzlagerstätten sowie des Gebirgsverhaltens von Salzgesteinsmassen 309

Donászy, E.: Das Leben des Szelider Sees. Die Binnengewässer Ungarns, Bd. 1 665

Elton, Charles S.: The Ecology of Invasion by Animals and Plants 313

Galathea Report. Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950—1952 313

Gosline, William A., and Vernon E. Brock: Handbook of Hawaiian Fishes 316

Halstead, Bruce W.: Dangerous Marine Animals 310

Keen, A. Myra: Sea Shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Lower California to Colombia. 314

Koch, W.: Fischzucht. Lehrbuch für Züchter und Teichwirte 310

Kusnezow, S. I.: Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen 311

Lotze, Franz: Steinsalz und Kalisalze, I. Teil (Allgemeingeologischer Teil) 310

Macan, T. T.: A Guide to Freshwater Invertebrate Animals 311

Meinck, F., Stooff, H., u. Kohlschütter, H.: Industrie-Abwässer 312

Moore, Hilary B.: Marine Ecology 315

Proceedings of the Eighth Pacific Science Congress of the Pacific Science Assoziation 1953. Vol. III: Oceanography. Vol. III A: Oceanography and Zoology 312

Remane, A., u. Schlieper, C.: Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer XXII 666

Thienemann, A.: Erinnerungen und Tagebuchblätter eines Biologen. Ein Leben im Dienste der Limnologie 312

Viets, Karl: Die Milben des Süßwassers und des Meeres, Hydrachnellae et Halacaridae (Acari). (Bibliographie, Katalog, Nomenklatur). 3 Teile in 2 Bänden 667

Voigt, Max: Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. I Textband, II Tafelband 315

Neue Taucherliteratur — ein Sammelreferat 668

Folgende Bücher werden besprochen:

Cousteau, J. Y., u. Dumas, F.: Die Schweigende Welt
Dugan, James: Forscher und Taucher im Meer
Gorsky, Bernard: Moana. Vier Unterwasserjäger segeln um die Welt
Hass, Hans: Menschen und Haie
Hass, Hans: 3 Jäger auf dem Meeresgrund
Hass, Hans: Manta, Teufel im Roten Meer
Hass, Hans: Wir kommen aus dem Meer. Forschungen und Abenteuer mit der Xarifa
Hass, Hans: Ich fotografierte in den 7 Meeren
Heberlein, Hermann: Unterwasserwelt
Carrier, Rick, and Barbara Carrier: Dive: The Complete Book of Skin Diving
Kenyon, Ley: Tauch mit! Führer durch die Unterwasser-Welt
Klingbeil u. Kühlmann: Sporttauchen
Lindblad, Curt: Expedition Röda Havet
Rebikoff, D.: Licht im Meer
Rebikoff, D.: Unterwasser-Aufnahmen
Richter, Hans-Ulrich: Unterwasser-Fotografie und -Fernsehen. Optik und Technik
Schenk, Hilbert, jr., and Henry Kendall: Shallow Water Diving and Spearfishing
Schenk, Hilbert, jr., and Henry Kendall: Underwater Photography
Stenuit, Robert: Die Schatzsucher von Vigo
Tailliez, Philippe: In den Tiefen der Meere

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	1—10

H. J. Semina

Oceanological Institute Acad. Sci., U.S.S.R.

THE INFLUENCE OF VERTICAL CIRCULATION ON THE PHYTOPLANKTON IN THE BERING SEA

Up to now a comparison of vertical stability regarding the phytoplankton development was carried out only in very limited areas or in isolated hydrological sections of the open ocean. The only exclusion is the paper by Braarud and oth. (1953) accomplished in the shallow-water Northern Sea. We thought it interesting to carry out a comparison of vertical stability with phytoplankton in a large ocean area including both shallow-water and deep-water regions. Therefore we chose the Western parts of the Bering Sea and of the Pacific off Kamchatka coast. We used the data obtained during four trips of r/v "Vityaz": the 5th (Aug.—Sept. 1950), the 8th (Sept.—Oct. 1951), 10th (May—June 1952), and 20th (June 1955). The trips were not carried out specially for the sake of this investigation neither were the stations during the trips occupied at the same localities. The stations were spaced 30—50 miles of one another, near shore sometimes 5—15 miles. In total I used phytoplankton and stability data from about 400 stations. The bulk of the plankton samples was treated by settling technique. A part of them was taken by net (silk gauze 49 meshes per 1 cm). Samples were taken at depths 0, 10, 25, 35, 50, 75, 100, and occasionaly 200 m.

The stability of water layers was calculated in the upper 100 m at the following levels: 0—10, 10—25, 25—35, 35—50, 50—75, 75—100 m. I used the formula: $E = \frac{d\,\sigma_t}{dz} \cdot 10^{-3}$; were σ_t is the specific density and z is the depth. The values of the stability obtained in this way belong to the middles of layers between these levels. I think this way to be satisfactory for our purposes. The mean stability in the oceanic zone of the Bering Sea was assumed to be 100, and all the other values of stability were recomputed according to this (Semina 1957).

The Bering Sea and the part of the Pacific near Kamchatka and Komandor Isles is filled with water having the sub-arctic structure. Along the western coasts there is a gradient southward current and the Central part of the Bering Sea is under the influence of the Pacific waters. In the Western Bering Sea and near Kamchatka the shelf is very narrow (about 50 miles). A large shallow-water region is to be found only in the north. All the investigated area is inhabited by cold-water, mainly arcto-boreal and boreal phytoplankton species.

According to the peculiarities in the development of phytoplankton which are discussed later I distinguish two zones: the oceanic (deep-water, open sea) and the neritic (inshore) (Fig. 1). The oceanic zone is, in my opinion, rather uniform; in the neritic zone I distinguish three regions. The Anadyr region comprising the

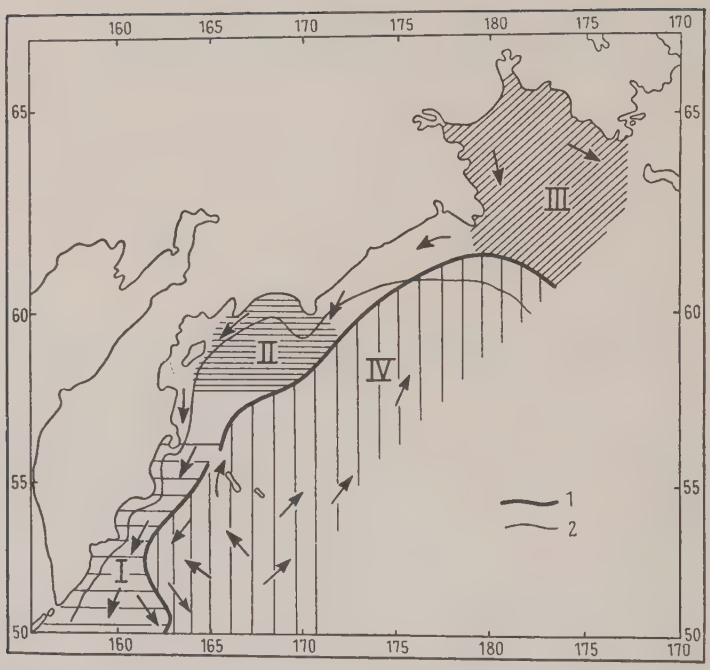


Fig. 1. Boundaries of the neritic zone (*1*), boundaries of the shelf (*2*), currents (arrows), and regions in the Bering Sea and in the Pacific near Kamchatka: I Kamchatka region, II Olutor region, III Anadyr region, IV oceanic zone. (After Semina 1955 and 1958.)

Fig. 2. Water structure in the Bering Sea and in the Pacific. (After Koto and Fujii 1958.)

Anadyr Bay and a part of the northern shelf is situated in the north (cruises 5, 8, and 10). To the south-west of this is the Olutor region comprising the Olutor Bay and a part of the adjacent area (cruises 5 and 10). In the Pacific near Kamchatka is the Kamchatka region (cruises 5, 8, 10, and 20) (Semina 1955, 1958). The limits of the Anadyr and Kamchatka regions coincide with the boundaries of water masses traced by Koto and Fujii (1958) on the base of differences in their water structure (Fig. 2).

The neritic zone is inhabited by the local neritic species and the so called oceanic species which populate both the oceanic and the neritic zones. The neritic species predominate here in the number of species as well as in their abundance and biomass. In the neritic zone there occur rather abrupt changes in specific composition, which are mainly due to considerable temperature changes. I define the oceanic zone as an area where not less than 50% of the biomass is composed of oceanic species.

The neritic zone is situated inshore and partly over the shelf and may partly extend beyond it over greater depths. The oceanic zone is situated offshore in the deep-water part of the sea. The neritic zone is under the influence of river discharge and large regions of this zone are covered with ice during the winter. Therefore in the neritic zone the salinity is less than in the oceanic one which is generally free of ice and receive no river discharge. The spring boundary of the neritic zone in Kamchatka region coincides with the isohaline $33^0/_{00}$ and its summer and early autumn boundary in the Bering Sea coincides with the isohaline $32^0/_{00}$. The diluting of the surface water in the neritic zone can cause the early development of the discontinuity layer. Due to the decrease of salinity the stability of water layers in the neritic zone is greater than in the oceanic one.

The size of the neritic zone changes during the year. In spring the neritic zone is broader than in autumn. This is due to the melting of ice and a greater amount of river discharge in spring.

The shape of the neritic zone is influenced by surface currents. In places where the currents are directed from the neritic zone toward the oceanic one the neritic zone extends in tongues in the direction of the oceanic zone. This is especially clearly seen in the Kamchatka region of the Pacific (Semina 1956).

The maximum phytoplankton biomass in the neritic zone is found in spring. During the "bloom" the biomass reaches hundreds of gramms under 1 m^2 (table 1). At this time the algae consume the most part of the year consumption of the nutrients. In summer the amount of the phytoplankton decreases. In autumn though the concentration of nutrients is partly restored the phytoplankton biomass in several regions is tens of gramms under 1 m^2.

In the oceanic zone the intensive development of phytoplankton never occurs. There is no abrupt changes in specific composition there since the changes in hydrological conditions (temperature, salinity etc.) are smoothed. The phytoplankton biomass do not exceed 1.5 g under 1 m^2. Its maximum is observed in autumn (Fig. 3).

The difference between these zones is clearly seen in the primary production as well. So, according to Coblentz-Mishke (1957), the primary production determined by the "light and dark bottles" technique in the neritic zone near Kamchatka coast in spring 1955 was three and more times greater than the primary production in the oceanic zone off Kamchatka coast. According to Bogorov and Beklemishev (1955), the surface production in the neritic zone near Kamchatka exceeded the surface production in the oceanic zone in 5 times.

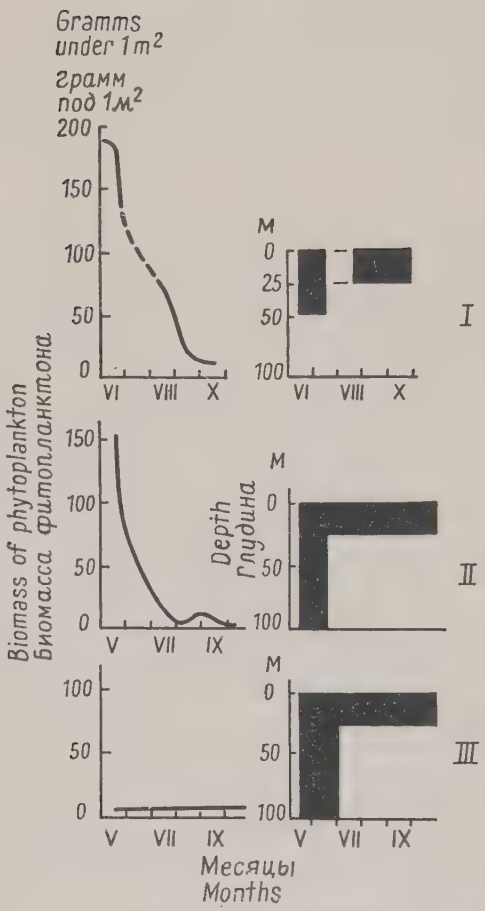


Fig. 3. Seasonal changes of quantity and vertical distribution of phytoplankton in the Anadyr region (I), Kamchatka region (II), and in the oceanic zone (III). (After Semina 1958.)

The production of organic carbon in the Bering Sea was computed by Smetanin (1956) from the spending of phosphates in the photosynthetic layer during a given vegetation time. The difference in production between the neritic and the oceanic zones is clearly seen (table 1). Nevertheless this difference between the zones in production is not so well marked as the difference in the biomass (Fig. 4).

The difference in the quantity of phytoplankton between the neritic and the oceanic zones can be partly explained by the difference in grazing of the algae by the zooplankton. So, in spring in the deep-water part of the Bering Sea the amount of plant-eating crustaceans under 1 m² (in the layer 0—200 m) was 5 times more than over the shelf (Heinrich 1955). Nevertheless, as stated above, a part of the neritic zone can be situated over great depths, especially in spring. In the regions where the quantity of crustaceans is great grazing must be significant. However, in a short time it cannot reduce the abundance of the algae to such a low level which exists at that moment in the oceanic zone. For example in spring 1955 in the Kamchatka region the neritic zone (where there was a "bloom") extended far beyond the shelf. In this part of the neritic zone, according to Vinogradov, the amount of zooplankton was greater than in the oceanic zone off Kamchatka. Thus, at last in spring, the phytoplankton "bloom" in the neritic zone did not depend on the zooplankton quantity.

During the vegetation period the maximum thickness of the upper mixed layer is observed in spring. At this time in several regions (Kamchatka region 1955, Olutor region 1952, oceanic zone 1952) the mixing reaches the depth of the winter convectiv stability maximum (200—400 m; table 1). At this season the intensive mixing enables the relatively uniform distribution of phytoplankton through the mixed layer. For example, in the neritic zone the biomass exceeding 1 g/m³ often extends from the surface to 50—75—100 m. Due to intensive mixing all the layer down to the maximum of stability is enriched by oxygen and depleted of nutrients as well (Smetanin 1957).

According to Coblentz-Mishke (1957), in spring in the Kamchatka region the photosynthesis is possible to the depth about 50 m ("light and dark bottles"

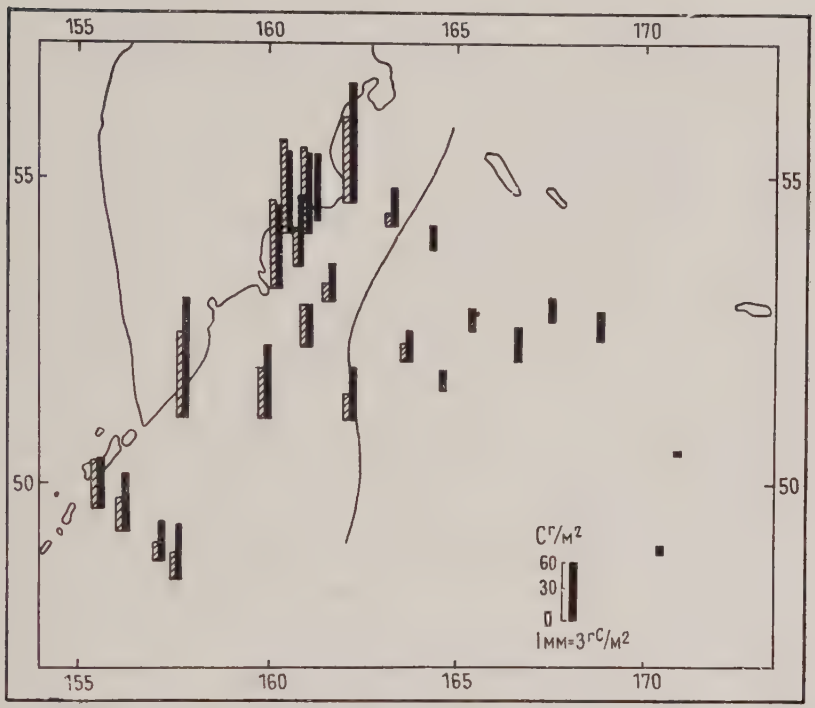


Fig. 4. Production of organic matter (g C/m²) computed from the spending of phosphates from the beginning of the „bloom" till the third weak of May 1955. (After Smetanin 1959.)

technique). Therefore if the thickness of the mixed layer is 200—400 m a part of the phytoplankton lives under unsufficient illumination. Nevertheless in the layer below 50 m there is no increase of mortality of algae as compared with the layer above 50 m. According to Gran and Braarud (1935), and Sverdrup (1953), the "bloom" can exist if the thickness of the euphotic zone is not less than $^1/_5$—$^1/_{10}$ of all the layer inhabited by phytoplankton. According to Sverdrup (1953), in May in the Norwegian Sea the critical depth (i. e. the depth of the layer which if it is mixed still allows the "bloom" under the given conditions of illumination) was approximately equal to 200—300 m. According to my data, in spring 1952 in Kamchatka and Anadyr regions the critical depth was approximately 60 m, in Olutor region it was about 100 m, and in the oceanic zone about 200 m. Thus, in spring the critical depth through the investigated area did not exceed the depth of the mixed layer perhaps with the exclusion of the oceanic zone. Consequently the thickness of the mixed layer could not limit the development of phytoplankton.

In summer and early autumn in the investigated area the upper mixed layer was thiner and at this time it was limited by a well defined discontinuity layer which arose at depths of 10 to 35 m. The bulk of phytoplankton was concentrated above this layer and below it the phytoplankton was scarce (Semina 1955a). The dividing of the upper mixed layer by the newly formed discontinuity layer at a more shallow depth makes the nutrients in the deeper layers inaccessible to the algae. Along with the general depletion in nutrients (most of which was consumed by the plants in spring) this leads to the decrease of the phytoplankton

quantity in autumn. In spring most of the production of organic matter occurs in the neritic zone since at this time the "bloom" occupies the most thick layer just there. That is why, according to Romankevich (1959), the maximum content of chlorophyll (phaeophytin) in sediments is limited by the line which is very close to the spring boundary of the neritic zone (Fig. 5).

Besides the thickness of the mixed layer, the quantity of phytoplankton is influenced by the vertical stability of the upper water layers. Braarud, Gaarder and Grøntved (1953) think that the cause of different seasonal state of phytoplankton between the western and the eastern parts of the Northern Sea is the difference in the stability in these regions. Riley (1942) found a direct dependence between the stability and the amount of plant pigments during the spring "bloom". According to Hasle (1956), the greater stability in the antarctic zone makes it possible a greater phytoplankton development as compared with the sub-antarctic zone. Riley (1959) studied the simultaneous influence of stability, temperature, and radiation upon the growth rate of algae in Long Island Sound.

The dependence of the phytoplankton quantity on the vertical stability in a given sea area may be considered during one season only since in other seasons different other factors (such as the appearence of a discontinuity layer above the critical depth, the depletion of nutrients) can greatly influence the phytoplankton. I think the comparison of the mean values of the biomass and stability for the mentioned natural regions is the most convenient.

In spring the lowermost stability was observed in the oceanic zone. Here was the lowermost biomass also. In the neritic zone where a "bloom" was going on the stability exceeded the stability of the oceanic zone approximately two times. The greatest stability was observed in Kronotsk Bay (Kamchatka region 1955) and here was the most intensive "bloom" as well. The Kamchatka (1952) and Anadyr regions had a similar stability and similar biomass. In the Olutor region the biomass and the stability were minimal for the neritic zone.

In summer and early autumn (Fig. 6) the oceanic zone again had the lowermost stability and the lowermost phytoplankton quantity for this season. In the Olutor region both stability and biomass were greater than in the oceanic zone. The Anadyr region at this time of the year was separated into two parts. The inshore

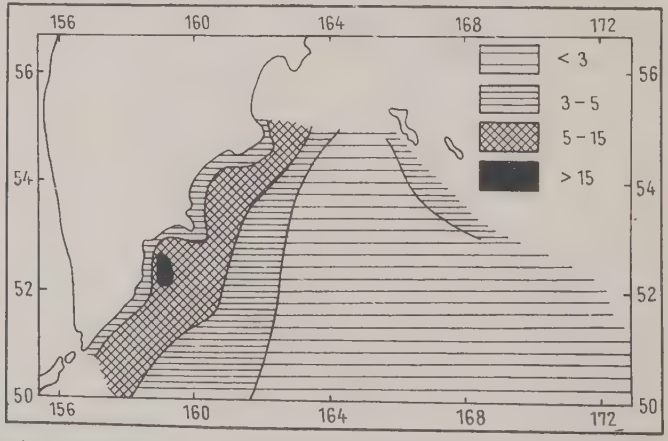


Fig. 5. Distribution of chlorophyll (phaeophytin) in sediments in the Pacific near Kamchatka (mg in 100 g of sediment). (After Romankevich 1959.)

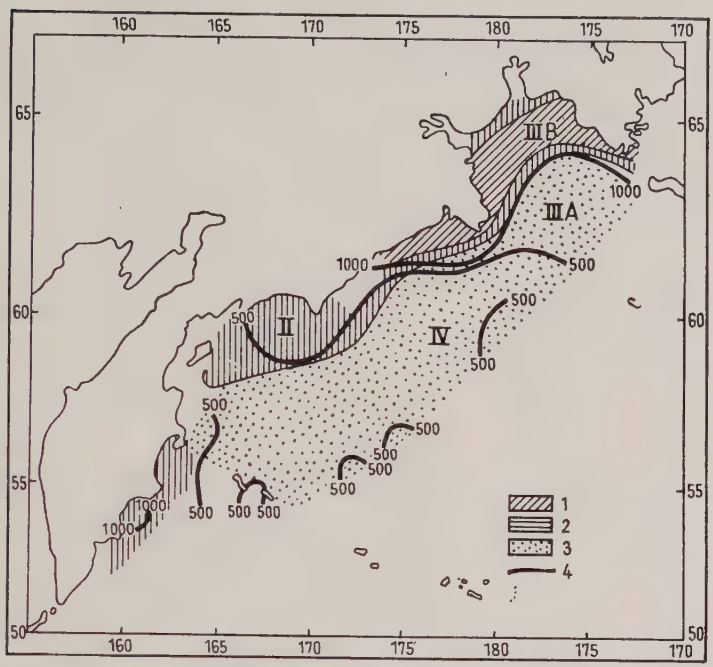


Fig. 6. Distribution of phytoplankton biomass (mean for the upper 25 m) and stability (0—100 m) in the Bering Sea in summer — autumn 1950. *1* —*3* biomass (mg/m³): *1* more than 500, *2* 500 —100, *3* less than 100; *4* stability (in arbitrary units); I Kamchatka region, II Olutor region, III Anadyr region, A and B are the parts of the Anadyr region, IV oceanic zone. (After Semina 1957.)

part I was under the influence of the discharge from the Anadyr river. The part II (the open part of the Anadyr Bay and the shelf outside the Bay) at this time of the year was under the strong influence of the open sea waters. There was a "bloom" in the part I. Here was the greatest water stability as well. In the part II the phytoplankton was very scanty. Here the stability was very similar to the stability in the oceanic zone. In the Kamchatka region the stability was similar to the stability in the inshore part of the Anadyr region but the biomass was like the biomass in the Olutor region.

During the summer-autumn season 1950 the dependence of the phytoplankton biomass upon the stability in the mixed layer was as represented by the curve shown in the Fig. 7.

DISCUSSION

The following main position of the layer of maximum stability (including the discontinuity layer) as related to the compensation and critical depths are possible.

1. The thickness of the mixed layer is greater than the critical depth. In this case the great stability is only useful for the algae inside the mixed layer since it reduces their being in darkness. Therefore in spring in the area under investigation there is a good negative correlation between the biomass and the thickness of the mixed layer and a positive one between the biomass and the stability.

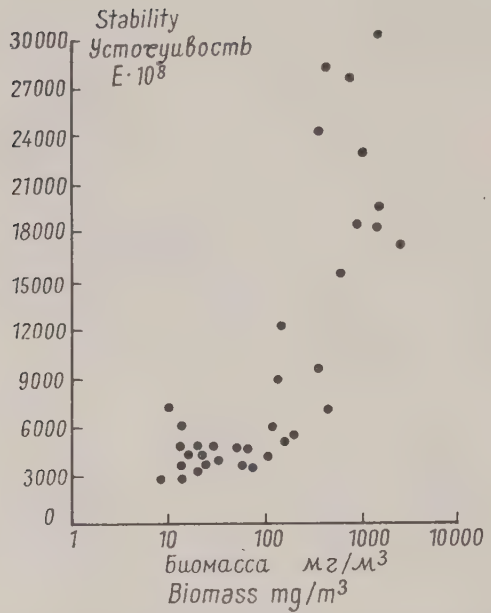


Fig. 7. Dependence of the phytoplankton biomass above the discontinuity layer upon the stability (0—100 m) in the Bering Sea in summer — early autumn 1950. (After Semina 1957.)

2. The mixed layer reaches the critical depth and is below the compensation depth. In this case there must exist an optimal stability which is unknown since the second case occurred but seldom (in the open part of the Anadyr region).

3. The thickness of the mixed layer is small and the discontinuity layer is above the critical depth and above or near the compensation depth. In this case it is all the same for the algae in which part of the mixed layer they will be living and the stability must play no role for them. Nevertheless the Fig. 7 shows the correlation between the stability and the biomass during the high position of the discontinuity layer. Probably this is the result of the correlation of both stability and biomass in the Anadyr Bay in summer with a third factor, the influence of the river discharge. In the open part of the Anadyr Bay and in the oceanic zone the scantity of phytoplankton may be due to the simultaneous influence of the low stability, the increased grazing by the zooplankton, and the absence of the discharge.

Table 1. Phytoplankton biomass, primary production, thickness of the mixed layer, and stability in the Bering Sea and the Pacific (Kamchatka and Komandor regions). Biomass: gramms under 1 m² in the layer 0—100 m or surface-bottom (at shallow depths). Production during the season: gramms carbon under 1 m² (after SMETANIN). Stability in the layer 0—100 m in arbitrary units (100 units is the spring stability in the oceanic zone)

Season	Spring (1952 and 1955)				Summer-early autumn 1950			
Region	Biomass phyto-plankt.	Pro-duct.	Thickness of mixed layer	Stabi-lity	Biomass phyto-plankt.	Pro-duct.	Thickness of mixed layer	Stabi-lity
1. Neritic								
a) Kamchatka. region								
1955	346	156	200	250				
1952	159	55		230				
b) Olutor region	51	83	300	180	12	104	0—35	680
c) Anadyr region								
part I					66		10—35	1540
part II	74	114	50	210	0.6		10—35	440
2. Oceanic								
a) Bering Sea	1.1	36	200—400	100	1.4	52	25—35	400
b) Komandor region		24		40				

References

Богоров, Б. Г., Беклемишев, К. В., 1955: О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана. Докл. АН СССР, т. 104, № 1.

(BOGOROV, B. G., BEKLEMISHEV, C. W., 1955: On the phytoplankton production in the Western North Pacific. C. R. Acad. Sci. USSR, v. 104, N 1.)

Гейнрих, А. К., 1955: Сезонные изменения в зоопланктоне Берингова моря. Диссертация, Ин-т океанологии АН СССР. М.

(HEINRICH, A. K., 1955: Seasonal phenomena in the Bering Sea zooplankton. Thesis, Inst. oceanol., Moscow.)

Кобленц-Мишке, О. И., 1957: О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана весной 1955 г. Докл. АН СССР, т. 116, № 6.

(COBLENTZ-MISHKE, O. J., 1957: On the phytoplankton production in the Western North Pacific in spring 1955. C. R. Acad. Sci. USSR, v. 116, N 6.)

Романкевич, Е. А., 1959: О составе и распределении растительных пигментов в отложениях северо-западной части Тихого океана к востоку от Камчатки. Докл. АН СССР, т. 124, № 6.

(ROMANKEVICH, E. A., 1959: On the composition and distribution of plant pigments in the Western North Pacific sediments east of Kamchatka. C. R. Acad. Sci. USSR, v. 124, N 6.)

Семина, Г. И., 1955: О двух зональных группировках фитопланктона (на примере Берингова моря). Докл. АН СССР, т. 101, № 2.

(SEMINA, H. J., 1955: On two zonal groups of phytoplankton (in the instance of the Bering Sea). C. R. Acad. Sci. USSR, v. 101, N 2.)

1955 a: К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море. Докл. АН СССР, т. 101, № 5.

(- 1955a: On the vertical distribution of phytoplankton in the Bering Sea. C. R. Acad. Sci. USSR, v. 101, N 5.)

Семина, Г. И., 1956: Состав и распределение фитопланктона в северозападной части Тихого океана весной и осенью 1955 г. Докл. АН СССР, т. 110, № 3.

(Semina, H. J., 1956: Taxonomy and distribution of phytoplankton in the Western North Pacific in spring and autumn 1955. C. R. Acad. Sci. USSR, v. 110, N 3.)

1957: Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море. Тр. Всес. Гидробиол. Общ., т. 8.

(— 1957: Factors affecting the vertical distribution of phytoplankton in the sea. Tr. Hydrobiol. Soc. USSR, v. 8.)

1958: Типизация различных участков неритической зоны бореальной области Тихого океана. Докл. АН СССР, т. 118, № 6.

(— 1958: Different types of areas in the neritic zone of the Pacific boreal region. C. R. Acad. Sci. USSR, v. 118, N 6.)

Сметанин, Д. А., 1956: Об оценке продукции органического вещества в некоторых районах Берингова и Охотского морей. Тр. Ин-та океанол., т. 17.

(Smetanin, D. A., 1956: On the evaluation of the organic production in several areas of the Bering and Okhotsk Seas. Tr. Inst. Oceanol. USSR. v. 17.)

1957: Гидрохимия района Курило-Камчатской глубоководной впадины. Диссертация. Ин-т океанол. М.

(— 1957: Hydrochemistry of the Kurile-Kamchatka deep-sea trench area. Thesis, Inst. oceanol., Moscow.)

Braarud, T., Gaarder, K., Grøntved, J., 1952: The phytoplankton of the North Sea and adjacent waters in May 1948. Rapp. Proc. verb. des réunions, v. 133.

Gran, H. H., Braarud, T., 1935: A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and Gulf of Main. Journ. Biol. Board of Canada, v. 1, N 5.

Hasle, G. R., 1956: Phytoplankton and hydrography of the Pacific part of the Antarctic ocean. Nature, v. 177, N 4509.

Koto, H., Fujii, T., 1958: Structure of the waters in the Bering Sea and the Aleutian region. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., v. 9, N 3.

Riley, G. A., 1942: The relationship of vertical turbulence and spring diatom flowerings. Journ. Mar. Res., v. 5.

Riley, G. A., 1959: Environmental control of autumn and winter diatom flowerings in Long Island Sound. Preprints, Internat. Oceanogr. Congress. Washington.

Sverdrup, H. U., 1953: On the conditions for the vernal blooming of phytoplankton. Journ. du Conseil, v. 18, N 3.

H. J. Semina
Moscow 127
Ul. Bachruschina 8
Oceanological Institute Acad. Sci., U.S.S.R.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	11—54

Wilhelm Nümann

Hydrobiologisches Institut der Universität Istanbul
und Institut für Seenforschung und Seenbewirtschaftung Langenargen

LIMNOLOGISCHE UNTERSUCHUNG EINIGER ANATOLISCHER SEEN

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung und Literatur 11
B. Ausrüstung, Technik und Methodik 12
C. Die Seen 14
I. Der Aksehir-See 14
II. Der Marmara-See 18
III. Der Süleyman-See 20
IV. Der Apolyont-See 22
V. Der Manyas-See 25
VI. Der Iznik-See 27
VII. Der Sapanca-See 32
VIII. Der Beysehir-See 36
IX. Der Egridir-See 38
X. Der Burdur-See 40
XI. Der Hotamis-See 43
D. Zusammenfassung 45
E. Literatur 46

A. EINLEITUNG UND LITERATUR

Wissenschaftliche Untersuchungen in einem noch wenig erschlossenen Sektor unserer Erde stellen immer schon als Selbstzweck eine dankbare Aufgabe dar. Schon aus diesem Grunde allein besitzen die wenig erforschten Seen Anatoliens einen großen Anreiz für den Limnologen. Darüber hinaus verlangen heute praktische Erfordernisse eine genaue Kenntnis der Konstitution der Seen; denn die Türkei plant beim Ringen um einen höheren Lebensstandard auch eine systematische Ausnutzung der Binnengewässer.

Wie die folgenden Ausführungen zeigen mögen, hatte ich mir dementsprechend vor Beginn der Untersuchungen ein doppeltes Ziel gesteckt: 1. So gut wie möglich allgemein ein Bild über die Beschaffenheit und das Verhalten dieser Seen in limnologischer Hinsicht zu entwerfen; 2. speziell möglichst viele Daten zu sammeln und zu bearbeiten, die die Unterlage zu einer systematischen fischereilichen Bewirtschaftung bilden. In der vorliegenden Arbeit wird mehr auf die

allgemein limnologischen Untersuchungen eingegangen. Es wird weiter geplant, in einer späteren Arbeit auch auf die praktischen fischereilichen Ergebnisse einzugehen.

Bei der Besprechung der Literatur können wir uns kurz fassen, da bisher limnologische und fischereiwissenschaftliche Untersuchungen praktisch in der Türkei noch nicht durchgeführt wurden. Besonders arg steht es mit den hydrographischen Untersuchungen. Quantitative Analysen über die ausgesprochenen Salzseen liegen vor. Im Grunde sind aber nicht einmal die Flächen und Tiefen, geschweige denn das Tiefenprofil der Seen bekannt. Selbst die neuesten Daten in der Zusammenstellung von LAHN mußte ich bisweilen, ohne mich speziell mit diesen Fragen zu beschäftigen, korrigieren. Ganz jüngst erschienen zwei Arbeiten über die Tiefen des Sapanca- und Iznik-Sees. Einen ersten Ansatz zu limnologischen Arbeiten stellt die Doktorarbeit von R. GELDIAY dar, der für zwei kleinere Seen in der Nähe Ankaras einen Katalog der Mikro- und Makrofauna unter einem ökologisch-limnologischen Gesichtspunkt zusammenstellte. Das Plankton und die Bodentiere der Seen wurden auch sonst verschiedentlich von Systematikern (WOLTERECK, SCHÄFER, KIEFER usw.) zur Bereicherung der Formenlisten untersucht. Auch die fischereilichen Arbeiten waren mehr systematischer Art (KOSSWIG, AKSERAY, TORTONESE), wobei KOSSWIG vor allem von tiergeographischen, evolutionstheoretischen Problemen ausging.

Über die Fische und Fischerei in den türkischen Seen gibt DEVEDJIAN im Anhang seiner „Pêche et pêcherie en Turquie" in Form von Tabellen die wichtigsten Daten. Allerdings handelt es sich um keine streng wissenschaftliche Untersuchung, sondern um eine Zusammenstellung nach Erkundigungen bei Fischern und Behörden. Dementsprechend weist diese auch eine Reihe Irrtümer auf. Trotzdem sei nicht verkannt, daß diese Zusammenstellung ein wichtiger Ausgangspunkt für unsere Arbeiten war. Am meisten halfen mir aber noch die mündlichen Hinweise, die Prof. KOSSWIG auf Grund seiner Untersuchungen und langen Erfahrungen geben konnte.

B. AUSRÜSTUNG, TECHNIK UND METHODIK

Die Untersuchungsfahrten wurden mit einem Chevrolette-Station-Wagen durchgeführt.

Da es nicht auf allen Seen Boote gibt, zumindest nicht zu jeder Jahreszeit oder dort, wo wir sie gerade benötigten, ließen wir uns ein Ruderboot aus Holz bauen, das mit einem eigens hierfür angefertigten Gepäckträger auf dem Dach des Wagens stets mitgeführt wurde. Vom Boot aus wurden sämtliche Messungen durchgeführt, die Proben entnommen und auch gefischt. Ein Schlauch- oder Faltboot wäre gewichtsmäßig leichter gewesen, hätte aber für die Fischerei nicht gebraucht werden können, abgesehen davon, daß sich nicht einmal eine Winde hätte anbringen lassen.

An Geräten wurden mitgenommen: eine Winde aus Aluminium mit eingebautem Zählrad und 100 m langem 4 mm starkem Kabel; 2 Knudson-Wasserschöpfer mit jeweils 2 Umkehrthermometern; 1 kleiner Ekman-Bodengreifer (15×15 cm); 2 Planktonnetze mit oberem Durchmesser von 30 cm und Gaze Nr. 10; ein Marconi pH-Meter mit Glaselektrode, dessen elektrischer Teil allerdings reichlich empfindlich für unsere Reisen war; ferner ein kleines selbstgebautes Kolorimeter mit Hehnerzylindern. Zur Versuchsfischerei wurden 2 Strandwaden (Länge 35 m, Höhe 2 m, Maschenweite im Sack von Knoten zu Knoten 8 mm) mitgenommen; außerdem ein Fischmeßbrett, eine Waage (Babywaage mit 5 g Empfindlichkeit und 8 kg Leistung) sowie Tütchen für die Fischschuppen. Eine größere Kiste enthielt Erlenmeyer-Kolben, die notwendigen Reagenzien, Büretten, Pipetten und ein Stativ, das sich zum Gebrauch in den Kistendeckel ein-

schrauben ließ. In einer kleineren Kiste befanden sich alle die Geräte, die auf dem kleinen Boot direkt zur Untersuchung oder Konservierung der Proben dienten: Flaschen für die Wasserproben, Sauerstoffflaschen, -reagenzien und -pipetten, Flaschen für das Plankton und Bodentiere, Formalin, ein kleines Sieb zum Einengen der Bodenproben, Fallgewichte, Pinzetten, Becher für das Planktonnetz usw. Ferner wurden im Wagen einige Kisten mit Ersatzgeräten, Sammelgläsern usw. mitgenommen.

Es wurde versucht, möglichst die tiefste Stelle der Seen ausfindig zu machen. Wir ließen uns leiten durch die Angaben der Anlieger, besonders der Fischer, und durch spärliche, zum Teil ungenaue Daten in der Literatur. Allgemein waren die Seen weniger tief als die Anlieger vermuteten.

In den flacheren Seen genügte allgemein zur Charakterisierung nur je eine Wasserprobe von der Oberfläche und über Grund; während der Zirkulationszeit überhaupt nur eine Probe. In den tieferen Seen entschied das Temperaturgefälle über die Zahl und den Abstand der Proben.

Auf dem See wurden zunächst die Temperaturen mit zwei Thermometern bis auf $^1/_{10}{}^\circ$ C abgelesen; beide Thermometer stimmten allgemein gut überein. Wenn es notwendig schien, wurden die Wasserproben verwendet. (Die Umkippthermometer waren mit dem Wasserschöpfer kombiniert.) Eine Probe des Wassers wurde zunächst für die Bestimmung des pH-Wertes verwendet (das Instrument erlaubte direkt die Einstellung auf die Wassertemperatur). Dann wurde der Sauerstoff fixiert und die Proben für die chemische Untersuchung abgefüllt. Für die Planktonuntersuchung wurde ein vertikaler Fang vom Boden bis zur Oberfläche gemacht. Der Bodengreifer wurde, nur wenn er gut gefüllt war, in einen Eimer entleert. Über Beschaffenheit, Farbe, Geruch der Probe wurden Aufzeichnungen gemacht und die Probe mit dem kleinen Handsieb in mehreren Etappen durch Schwenken an der Oberfläche ausgewaschen, bis nur noch die vorhandenen Tiere und sonstige größere Bestandteile übrigblieben. Das Plankton und die Bodentiere wurden für die spätere Untersuchung im Laboratorium fixiert.

Sämtliche chemischen Untersuchungen wurden unmittelbar nach dem Landen durchgeführt. Die Hinterwand des Wagens konnte so ausgeklappt werden, daß der untere Teil einen Tisch und der obere ein Dach bildeten. Bei Regen oder starkem Sonnenschein wurde die Plane, die während der Fahrt das Ruderboot zudeckte, durch den Wagen und die beiden Ruder so abgestützt, daß sie hinter dem Wagen ein größeres Dach bildete.

Von dem chemischen Analysengang, den ich zusammenfassend 1949 beschrieben habe, bin ich nicht abgewichen, so daß sich eine Beschreibung hier erübrigt. Bei der P-Bestimmung in Hehnerzylindern wurden jeweils mehrere Standardlösungen aus einer Stammlösung hergestellt. Sämtliche Proben wurden vor der Analyse filtriert; vielfach konnten die Proben dann ohne weiteres mit den in Aqua dest. angesetzten Standardlösungen verglichen werden. Manchmal, z. B. am Manyas- und Apolyont-See, passierten die feinen kolloidalen Trübungen des Wassers auch teilweise die härtesten Filter. In diesen Fällen wurde die Standardlösung mit dem Seewasser angesetzt, hatte also die Konzentration $a + x$. Aus der bekannten Proportion ließ sich x durch Vergleich der Wassersäulen von Probe und Standard berechnen. Die $SnCl_2$-Lösung wurde durch vor der Abfahrt abgewogene und in Röhrchen mitgenommene Mengen des kristallinen Salzes neu angesetzt.

Im Institut wurden später das Plankton, die Bodenproben, ein Teil der Fische und die Schuppen weiter untersucht. Die qualitative Bestimmung des Planktons wurde zunächst nur bis zum genus durchgeführt und der Prozentsatz der einzelnen

Formen in einer Probe nur allgemein geschätzt. Die Gesamtmenge des Planktons wurde durch Sedimentieren und ständig weiteres Einengen in graduierten Zylindern volumenometrisch bestimmt. Die in den Tabellen aufgeführten Werte geben die Menge Plankton in cm^3 an, die mit unserem Planktonnetz unter 1 m^2 erfaßt wurden. In ähnlicher Weise erfolgte die Bearbeitung der Bodenproben. Sämtliche tierischen Organismen wurden von den Pflanzenresten und anorganischen Partikeln der Probe isoliert. Die Klassifizierung ging auch hier höchstens bis zum genus, und die Häufigkeit der einzelnen Arten ist auch nur in allgemeiner Form wiedergegeben. Die Gesamtmenge an Bodentieren ist als Gramm Frischgewicht unter einem m^2 nach Trocknen der Organismen auf Fließpapier und Wägen auf einer chemischen Waage angeführt.

C. DIE SPEZIELLE UNTERSUCHUNG DER SEEN (Abb. 1)

I. *Der Aksehir-See*

Untersuchungsdaten: 15. April 1953; 17. August 1953; 5. November 1953; 30. April 1954.

Der Aksehir-See gehört zu den relativ zahlreichen und großen Seen im inneren Randgebiet des Westtaurus. Wie alle Seen dieses Gebietes, liegt der Aksehir-See in den während des mittleren Neogens entstandenen tektonischen Senkungen. Die Ansichten der Geologen scheinen heute noch nicht darüber übereinzustimmen, ob es sich um Restseen aus dieser Zeit oder um Neubildungen aus viel jüngerer Zeit handelt (LAHN).

Der Aksehir-See liegt 970 m über dem Meeresspiegel. Die maximale Tiefe beträgt heute nach unseren Untersuchungen 5,5 m und nicht 4 m, wie LAHN noch angibt. Die von DEVEDJIAN angegebene Oberfläche von 15 km^2 kann ohne Diskussion als falsch abgelehnt werden. LAHN rechnet mit einer Oberfläche von ungefähr 110 km^2, jedoch ist auch dieser Wert sicherlich zu niedrig. Nach der topographischen Karte „Hartu genel Müdürlügü 1946" errechnet man eine Fläche von rund 250 km^2. Nach verschiedenen Überquerungen des Sees mit dem Motorboot glaube ich unter Berücksichtigung der Fahrgeschwindigkeit und Fahrtdauer, daß die auf der Karte angegebenen Werte den wahren Verhältnissen am besten entsprechen. Die verschiedenen Angaben über die Größe des Sees sind zum Teil mit den tatsächlich stattfindenden Veränderungen zu erklären. (Ab 1920 Zunahme, 1925 Maximum, dann Abnahme auch noch über 1931 hinaus, 1940 sehr hoch; von 1953 auf 1954 konnten wir selbst eine weitere Ausdehnung beobachten, so daß die Fischereianlagen am Südostufer um 50 bis 75 m zurückverlegt werden mußten. Seit 1955 fällt der See wieder gewaltig.) Der Aksehir-See hat mehrere Zuflüsse, die in der Hauptsache von den Bergen im Südwesten kommen und lange Zeit im Jahre kaltes Schneewasser führen. Einen Abfluß besitzt der See nicht; er steht nur mit dem ebenfalls abflußlosen Eber-See in Verbindung, von welchem er zeitweise Wasser bezieht. Die Angaben, daß das Wasser salzig ist, wie man vermuten könnte, sind in dieser Form falsch, wie auch die ganze Fauna und Flora beweisen. Allenfalls könnten sich sehr geringe Spuren, die aber geschmacklich nicht einmal wahrzunehmen sind, in dem See, dessen Wasserhaushalt nur durch Verdunstung im Gleichgewicht bleibt, gebildet haben. Der See friert fast in jedem Jahr zu. Im Jahre 1950/51 45 Tage, 1952/53 30 Tage und 1953/54 fast 3 Monate. Überall im See und besonders in den Randgebieten befinden sich große Bestände von Rohr, so daß schätzungsweise nur 20 % der gesamten Oberfläche wirklich frei sind. Der Boden besteht aus einem dunklen Faulschlamm,

Abb 1.

der leicht nach H_2S riecht; er ist stark mit abgestorbenen und teilweise mazerierten Pflanzenresten durchsetzt und enthält viele, meistens abgestorbene Schneckenreste.

Das Wasser ist fast immer etwas getrübt durch organische Partikel und Plankton. Immer beobachtet man auch als Charakteristikum eines eutrophen Gewässers eine leichte Wasserblüte. Die Färbung des Wassers variiert von gelbgrau zu olivgrün und auch tiefgrün. Am 15. April 1953 betrug die Temperatur an der Oberfläche und in 5 m Tiefe direkt über dem Boden 9,8° C (Tabelle 1); das ist im Vergleich zu den gleichzeitig untersuchten anderen Seen recht niedrig. Aus der völligen Übereinstimmung von Oberflächen- und Bodentemperatur erkennt man, daß der See noch in voller Zirkulation war. Bei der Untersuchung am 17. August 1953 wurden an der Oberfläche nur 23,0 und in 5 m Tiefe 22,7° C gemessen. Die meisten Seen hatten zu dieser Zeit höhere Temperaturen. Obwohl die Sonneneinstrahlung während des Sommers in der anatolischen Hochebene ungeheuer stark ist, kommt es wegen der starken Ausstrahlung in den kühlen Nächten nie zu anormal hohen Temperaturen in den Seen. Die Oberflächentemperatur der flacheren Seen ist daher auch nie sehr verschieden von der Temperatur am Grund.

Das heißt also, es kommt auch nie zu einer eigentlichen Schichtung, und mittlere Stürme durchmischen das Wasser bei der geringen Tiefe und großen Fläche leicht. Anfang November war die Temperatur bereits wieder auf 12,8 bzw. 12,7° C gesunken. Der See paßt sich also wegen seiner großen Fläche im Verhältnis zum Volumen sehr schnell den mittleren Tagestemperaturen an. Am 30. April 1954 wurden nach einigen heißen Tagen trotz des kalten und langanhaltenden Winters an der Oberfläche bereits 16,0° C gemessen. In diesem Frühling kam es, begünstigt durch windstille Tage und starke Einstrahlung bei vorgeschrittener Jahreszeit, zu einer gewissen Schichtung: In 1 m Tiefe 14,3 und in 4 m 12,2° C.

Diese wenigen Daten zeigen bereits, daß die Organismen dieses Sees einschließlich Fische raschen und schroffen Temperatursprüngen ausgesetzt sind, und daß die Entwicklungs- und Reproduktionszeiten in den einzelnen Jahren stark variieren müssen (Tabelle 1).

Obwohl der See relativ weit südlich gelegen ist, kommt es wegen der Höhe über dem Meeresspiegel nie zu hohen Temperaturen, wie man vielleicht erwartet. Daher unterscheidet sich der Aksehir-See temperaturmäßig auch kaum von einem südeuropäischen flachen Gewässer. Temperaturen, bei denen Karpfen mit Lust fressen und sich bewegen, halten nur 6 Monate an.

Der pH-Wert des Wassers schwankt je nach der Jahreszeit zwischen 8,8 und 9,3. Die relativ hohe temporäre Härte ist zwar keine notwendige, aber fast immer zutreffende Begleiterscheinung eutropher Gewässer. Man darf jedoch nicht außer acht lassen, daß der abflußlose See eventuell in geringen Mengen Soda anreichert; daher ist es vielleicht richtiger, von Säurebindungsvermögen (SBV) zu sprechen anstatt von temporärer Härte. Die jahreszeitlichen Veränderungen sind sehr gering und dürften wohl mehr oder weniger den Verdünnungsgrad mit Schnee- oder Regenwasser andeuten. Vertikale Unterschiede wurden mit Sicherheit nur im Frühjahr 1954 festgestellt. Während der erwähnten kurz anhaltenden Stagnationszeit erfolgte wahrscheinlich eine starke biogene Entkalkung, die zu einem Unterschied von 13 mg/l CaO-Äquivalent zwischen Oberfläche und Boden führte.

Obwohl der See sehr leicht durchmischt wird, ist das Wasser nie völlig mit Sauerstoff gesättigt. Allgemein beträgt die Sättigung gut 80%. Dieser Wert berücksichtigt bereits die durch den geringen atmosphärischen Druck bedingte geringe Löslichkeit in fast 1000 m Höhe. Die nur im Frühjahr 1954 beobachtete starke Sauerstoffabnahme in Bodennähe überrascht keineswegs, da zu dieser Zeit der See auch am stärksten geschichtet war. Die stets unvollständige Sauerstoffsättigung und die schnelle Sauerstoffabnahme in der Nähe des Bodens beim Ausbleiben der Zirkulation zeigt, daß der See reich an oxydierbaren organischen Substanzen ist. Das heißt also weiter, daß der See auch in großen Mengen organische Substanzen produziert. Während sich nun in anderen eutrophen und stabil geschichteten Gewässern bei einer Überproduktion an organischer Substanz leicht schädliche Folgen infolge der Sauerstoffzehrung einstellen, wird im Aksehir-See bei der geringen Tiefe und den häufigeren Zirkulationen der Sauerstoff immer wieder größtenteils erneuert, so daß die große Produktion an organischer Substanz nur ihre guten Seiten hat.

Die Phosphatverhältnisse ordnen sich dem bisher gewonnenen Bild zwanglos ein. Freie Phosphate sind stets in relativ größeren Mengen in Lösung (rund 20 mg/m³ P), so daß der See auch in dieser Hinsicht durchaus als eutroph zu gelten hat (Tabelle 1). Zu einer völligen Zehrung an der Oberfläche kommt es auch im Sommer nie, wie sonst meistens im Epilimnion der stärker geschichteten eutrophen Gewässer. Hierauf beruht auch wohl die enorme Fruchtbarkeit des

Aksehir-Sees: Die Phosphatverbindungen werden nach dem Ableben der Organismen am Boden wieder frei und können infolge der Durchmischungen während einer Produktionsperiode mehrere Male in den Kreislauf eintreten. Eine P-Schichtung stellte sich entsprechend der Temperatur- und Härteschichtung nur im Frühjahr 1954 ein. Die Phosphatkonzentrationen waren zu dieser Zeit weit höher als während der übrigen Untersuchungszeiten, ohne daß hierfür eine befriedigende Erklärung gegeben werden könnte. Es liegen aber andererseits keine Gründe vor, die Richtigkeit der Werte zu bezweifeln. Vorstellbar ist nur, daß es bei der geringen Assimilationstätigkeit der Organismen im Winter zu einer stärkeren P-Anreicherung kam. Tatsächlich war es auch 8 bis 10 Tage vor der Untersuchung noch kalt und winterlich. Die hohen P-Konzentrationen entsprechen auch den niedrigen Sauerstoffwerten (starke Mineralisation unter Sauerstoffzehrung). Eine negative Korrelation zwischen Sauerstoff und Phosphat erkennt man auch während des ganzen Jahres.

Die Planktonuntersuchungen sollten zwar Aufschlüsse über die Produktionsmöglichkeiten der Gewässer, insbesondere über das Nahrungsangebot der Fische geben. Wir sind uns durchaus der Schwächen unserer Methodik bewußt und wissen, daß wahrscheinlich nur Assimilationsversuche mit C_{14} am besten Auskunft über die Primärproduktion gegeben hätte. Die übrigen quantitativen Planktonuntersuchungen sind methodisch so uneinheitlich, daß sich selten vergleichbare Werte ergeben, abgesehen davon, daß sie wenig über die Produktion selbst aussagen. Bei unseren Untersuchungen wäre sicher auch eine häufigere Probeentnahme besser gewesen, um zumindest die „stehende Ernte" genauer zu erfassen. Da unsere vier Untersuchungsserien an allen Seen jeweils ungefähr zur gleichen Zeit stattfanden und mit demselben Netz durchgeführt wurden, dürften sie allerdings unter sich vergleichbare Werte ergeben. In diesem Sinne kann man sagen, daß der Aksehir-See auf Grund der viermaligen Untersuchung planktonreich ist.

Bei der qualitativen Untersuchung ergab sich, daß anscheinend während des ganzen Jahres die *Diaptomiden* (Tabelle 2) vorwiegen, zumindest während jeder Untersuchung. Im Frühjahr 1953 und 1954 gab es auch sehr viele Daphnien (*D. magna* ?), die im Frühjahr 1954 sogar bei weitem dominierte. *Cyclops*, *Bosmina* und *Diaphanosoma* spielten nur eine untergeordnete Rolle.

Mit der Untersuchung der Bodenfauna konnte erst während der dritten Untersuchungsserie aus technischen Gründen begonnen werden. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna ergibt allgemein ein besseres Bild über die Fruchtbarkeit eines Gewässers als eine Planktonuntersuchung, da räumliche und jahreszeitliche Schwankungen nicht so stark sind. Das gilt cum granu salis; denn die Besiedlung im Aksehir-See — wie übrigens auch in allen anderen untersuchten Seen — ist im Frühjahr mehr als doppelt so dicht wie im Herbst. Der Aksehir-See hat im Vergleich zu den anderen von uns untersuchten Seen eine reiche Bodenfauna. Die Vergleichswerte im zweiten Teil zeigen, daß er unter den türkischen Seen mit an erster Stelle steht. Qualitativ bestanden die Proben im Herbst zu gleichen Teilen aus roten Chironomidenlarven der Gruppe *Chironomus* und aus Oligochäten, während im Frühling die Oligochäten zahlreicher waren. Einzeln kam auch bei jeder Untersuchung *Corethra* vor. Mit *Chironomus* und *Corethra* ist auch biologisch der Nachweis für die Eutrophie des Aksehir-Sees erbracht.

Für die Menge der als Anflugnahrung zusammengefaßten Insekten und der auf dem Rohr weidenden Schnecken haben wir keinen Maßstab, doch dürften diese fischereilich in dem stark mit Rohr durchwachsenen See eine sehr große Rolle spielen.

Wirtschaftlich wichtige Fische sind Karpfen (in der Türkei kommen nur Schuppenkarpfen vor) und Hechte. Neben diesen gibt es noch einige fischereilich wertlose Fische wie *Leuciscus lepidus*, *Alburnus orontis*, *Gobio gobio*, *Cobitis taenia*, *Nemachilus angorae* und *tigris* (nach Kosswig 1954). Die Fänge der Fischer bestehen zu 60% aus Karpfen und 40% aus Hechten. Die Karpfen wachsen sehr gut im Aksehir-See. Ihre Durchschnittslänge beträgt in den Fängen 53 cm. Die größten Karpfen wiegen 8 bis 9 kg, doch sind Exemplare mit diesem Gewicht nicht selten.

II. *Der Marmara-See* (Gyges-See der Antike)

Untersuchungsdaten: 11. April 1953; 15. August 1953; 15. November 1953; 26. April 1954.

Der See liegt in einer Senke, die sich in Südostrichtung zwischen dem Akhissar-Becken und dem Graben Manissa—Alasehir ausbreitet. Lahn zählt ihn zu den Seen, die durch Alluvialbaragen entstanden sind, in speziellem Fall wesentlich durch Ablagerungen des Gediz-Flusses (früher Hermos).

Der 75 m über dem Meeresspiegel gelegene Marmara-See hat eine Länge von 12 km und eine Breite von rund 6 km; insgesamt bedeckt er eine Fläche von 45 km². Nach älteren Angaben betrug die Tiefe im Winter 10 und im Sommer 5 m. Es sei dahingestellt, ob diese Angaben früher einmal richtig waren. In den letzten Jahren sind am See künstliche Veränderungen vorgenommen worden, so daß wir während des Hochwassers maximal 4 m, bei Niedrigwasser nur 2 m Tiefe festgestellt haben. Der See besitzt einige Zuflüsse und wird möglicherweise auch noch unterirdisch mit Wasser gespeist. Ursprünglich bestand kein Abfluß, so daß das Wasser auch etwas salzig war. Um einerseits die riesigen Überschwemmungen, die im Frühjahr nach Überlaufen des Beckens erfolgten, zu verhindern und um andererseits während der Trockenperiode Wasser zum Berieseln der Felder zu haben, ist eine große Sperrmauer gezogen worden, die das Wasser bis Anfang Juli sammelt. Im Juli werden die Schleusen geöffnet. Das Wasser gelangt letzten Endes in den Gediz und ist seit dem Bau des Kanals nicht mehr salzig. Bei der relativ südlichen Lage und der geringen Höhe über dem Meeresspiegel friert der See nie zu. Da er zudem in einem von Bergen geschützten Tal liegt, nimmt er wohl von allen türkischen Seen die meiste Wärme auf.

Der Marmara-See hat bei weitem nicht so große Rohrbestände wie der Aksehir-See. Sehr schmale Streifen befinden sich fast überall in der Nähe des Ufers; dichter und breiter sind diese im Nordost- und Ostteil des Sees (schwimmende Inseln des Herodot). Hier unterteilen sie den See auch in kleinere Abschnitte. Im übrigen hat der Marmara-See aber eine freie Fläche. Dsr Boden besteht allgemein aus einem grauen Schlick, der sehr stark mit ganz fein mazerierten Pflanzenresten durchsetzt ist. In der Nähe des Ufers und der Rohrbestände wird der Boden dunkler und ist stärker mit Sand durchsetzt. Stellenweise gibt es auch rein weiße Sand- und Kiesbänke.

Das Wasser ist stets grün, wobei der Ton einmal mehr ins Graue, ein anderes Mal mehr ins Olivfarbene geht. Selten ist das Wasser durch anorganische Substanzen getrübt; transparent ist er aber nie wegen des Planktons, das ihm die grüne Färbung verleiht. Wasserblüten von Volvocales und ähnlichen Formen findet man fast zu jeder Jahreszeit; diese werden in kleinen Buchten häufig durch den Wind dicht zusammengedrängt und am Ufer abgelagert.

Unsere Untersuchungen lassen erkennen, daß die Temperaturen während eines großen Teils des Jahres relativ hoch sind (Tabelle 3). Sie dürften ungefähr 8 Monate

über 12° C liegen und sind für wärmeliebende Fische wie Karpfen äußerst günstig. Obwohl die Untersuchung des Marmara-Sees der des Aksehir-Sees im Frühling 1953 und 1954 vorausging, war der Marmara-See um 7° C wärmer. Umgekehrt wurde der Marmara-See im November 10 Tage später untersucht und hatte höhere Temperaturen. Der Karpfen wächst also in diesem See jährlich praktisch über einen Monat mehr! An flachen Stellen des Sees wurden am 27. April 1954 sogar 22° C gemessen. Die schnellere Erwärmung des Wassers im flacheren Südteil des Sees wirkt sich auf das Verhalten der Organismen aus, wie weiter unten gezeigt werden soll. Zu einer stärkeren Temperaturschichtung kommt es im Marmara-See nie wegen der geringen Tiefe. Nur im Frühling erwärmt sich die Oberfläche rascher, so daß es Unterschiede von 2,5° C zwischen Oberfläche und Boden gibt. Diese werden aber im Laufe des Sommers durch Stürme völlig ausgeglichen, so daß im Gegensatz zu tiefen Seen gerade im Sommer die Schichtung am geringsten ist.

Das SBV oder die temporäre Härte ist je nach der Jahreszeit hoch bis sehr hoch, wenn auch nicht die Werte des Aksehir-Sees erreicht werden (Tabelle 3). Tatsächlich darf man hier wohl von temporärer Härte sprechen, denn Soda reichert sich nur langsam in abflußlosen Seen an und zeigt nicht so rasch Konzentrationsänderungen wie der Marmara-See im Laufe des Jahres. Im Sommer nimmt die Härte um rund 33 % zu und fällt im Winter wieder auf den alten Wert zurück. Die Härtezunahme im Sommer ist auf die starke Verdunstung und Einengung der Salze zurückzuführen. Dafür spricht das Absinken des Wasserspiegels, der sich bereits vor dem Öffnen der Schleusen bemerkbar macht. Zum Teil mögen die Zuflüsse im Sommer selbst auch wohl härteres Wasser führen, doch ist die Wasserführung sehr gering, wie aus dem Absinken des Wasserspiegels hervorgeht. Sicherlich sorgen umgekehrt im Winter und Frühling die Schneewasser und stärkeren Regenfälle für eine Abnahme der Härte. Da es zu keiner stärkeren Temperaturschichtung kommt, sind die Bicarbonate auch kaum geschichtet; außerdem wird die Kohlensäure bei der geringen Tiefe auch wohl überall in mehr oder weniger gleichen Mengen assimiliert, so daß es zu keiner bevorzugten biogenen Entkalkung an der Oberfläche kommen kann.

Unterschiede in den Schichten zeigt noch am deutlichsten die Sauerstoffsättigung (Tabelle 3). Die Feststellung, daß es trotz sehr schwacher Schichtung und häufigeren Durchmischungen in kurzer Zeit zu Sauerstoffunterschieden kommen kann, beweist einerseits einen fortlaufenden schnellen Sauerstoffverbrauch und zum anderen das Vorhandensein von großen Mengen organischer Substanz. Die Sauerstoffzehrung ist so groß, daß niemals, auch nicht an der Oberfläche, eine vollständige Sättigung des Wassers mit Sauerstoff erreicht wird. Dieses ist um so bemerkenswerter, als man annehmen sollte, die vielen pflanzlichen Einzeller würden das Sauerstoffdefizit durch Abspalten von Sauerstoff bei der Assimilation wieder kompensieren. Trotz der starken Sauerstoffzehrung gehen die Konzentrationen aber nie so weit herunter, daß das tierische Leben im Wasser irgendwie in Gefahr geraten könnte. Der eutrophe Charakter des Marmara-Sees äußert sich weiter besonders in den hohen Phosphatkonzentrationen: Rund 65 mg/m³ P! Biogene oder durch Verdunstung bedingte Veränderungen treten ebensowenig wie eine vertikale Schichtung ein.

Der Marmara-See ist äußerst reich an Plankton, wie die Werte in der Tabelle 3 zeigen. Zu beachten ist, daß trotz der dünnen Wasserschicht (in einem Falle nur 1,5 m), die durchsiebt wurde, die Proben sehr planktonreich sind. Im Frühling produziert der See ganz offensichtlich das meiste Plankton, zumindest sind die

Konzentrationen zu dieser Zeit am höchsten. Diese Feststellung behält auch ihre Richtigkeit, wenn man berücksichtigt, daß im Frühling die filtrierte Wassersäule etwas größer ist.

Im Plankton überwiegen während des ganzen Jahres bei weitem die Daphnien (Tabelle 2). Das charakterisiert nicht nur den See, sondern spielt auch eine ungeheure Rolle bei der Ernährung der Karpfen. *Diaptomus* (u. a. *Arctodiaptomus salinus* nach KIEFER) ist zwar auch immer vorhanden, zahlreicher aber nur im Frühling. *Bosmina* erscheint, wie im Aksehir-See, im Herbst. *Cyclops* und Rotatorien spielen nur eine untergeordnete Rolle. Aksehir- und Marmara-See gleichen sich qualitativ weitgehend, wenn man davon absieht, daß *Daphnia* und *Diaptomus* ihre Bedeutung nur jeweils in einem See haben. Mengenmäßig steht auch die Bodenfauna dem Aksehir-See nicht nach. Die Zahl der Individuen nimmt im Gegensatz zu den typischen eutrophen Seen mit größerer Tiefe nicht ab, sondern zu. Allerdings hat der Marmara-See auch nicht wie jene am Boden vom Ufer zur Mitte ein Sauerstoffgefälle; hingegen besteht der Boden in der Nähe des Ufers vielfach aus unfruchtbarem Sand.

Im Herbst war der Boden des freien Sees ungefähr mit 70000 Ephhippien pro m^2 = 5,8 g Frischgewicht bedeckt; außer diesen gab es nur noch 3,7 g Chironomiden-Larven. In der Nähe des Ufers wurden nur 1,9 g Chironomiden gefunden, hingegen traten einige Tubificiden auf, die in der Mitte des Sees fehlten. Im Frühjahr 1954 waren die Proben viel reicher (Tabelle 3); jedoch zeigte sich wieder dieselbe Abnahme der Individuen zum Ufer hin. Es dominierten auch wieder die Ephhippien; die Chironomiden-Larven vom *Chironomus*-Typ standen aber nur wenig nach. Larven vom *Tanytarsus*-Typ waren nur einzeln vertreten. In der Nähe des Ufers gab es, wie im Herbst, einige Oligochäten.

Unter den Fischen kommt eine wirtschaftliche Bedeutung im Marmara-See auch nur dem Karpfen zu, der in sehr großen Mengen gefangen wird. Daneben gibt es eine Anzahl kleinerer Fische, z. B. eine Barbe (*Barbus lydianus*), einen kolios genannten Fisch (*Chalkalburnus chalcoides*) und einen Bitterling (*Rhodeus amarus*?). Auch von diesen Fischen gibt es große Mengen, zumal auf sie nicht gefischt wird. Hinzu kommt, daß es überhaupt keine eigentlichen Raubfische gibt, die mit diesem Fischunkraut und Nahrungskonkurrenten des Karpfen aufräumen. Hingegen dringt der Aal, wohl besonders nach dem Bau des Kanals, der die Verbindung zum Meer über den Gediz herstellt, bis hierher vor. Die Karpfen wachsen sehr rasch und werden groß. Die mittlere Fanggröße für Milchner und Rogener betrug im Frühjahr 1953 48 cm, und die schwersten Karpfen sollen rund 8 kg wiegen.

III. *Der Süleyman-See*

Untersuchungsdaten: 16. April 1953; 19. August 1953; 8. November 1953, 2. Mai 1954.

Dieser kleine See mit nur rund 1 km^2 Oberfläche (da es in der Literatur und auf den Karten keine genauen Werte gab, muß ich mich auf eigene grobe Messungen stützen) kam rein zufällig in unsere Untersuchungsserie, als das Finanzministerium uns um ein fischereiliches Gutachten bat. Da er sich in verschiedener Hinsicht als interessant erwies, untersuchte ich ihn trotz seiner geringen wirtschaftlichen Bedeutung weiter. Der See liegt etwa 60 km südöstlich von Konya, ebenfalls rund 1000 m über dem Meeresspiegel, wie die ganze Hochebene von Konya, und fast schon am Fuße des Taurus. Wie alle Seen dieser Hochebene, dürfte auch er in den neogenen Senkungen entstanden sein. Im Norden, Süden und Osten ist er

halbkreisförmig von einigen sehr charakteristischen zuckerhutförmigen Hügeln vulkanischen Ursprungs umgeben und nur nach Westen zur Ebene hin offen. Seine maximale Tiefe beträgt nach unseren Messungen im Frühjahr 4 und im Sommer 3 m. Der Wasserspiegel ist großen Schwankungen unterworfen. Im Jahre 1935 war der See völlig ausgetrocknet. Beim Zurückweichen des Wassers bleibt im Sommer ein feiner Hauch von Soda und Kalk auf dem trockenen Boden. Kleinere Rinnsale und vielleicht auch Quellen am Seeboden ergänzen das verdunstete Wasser. Einen Abfluß besitzt der See nicht; ebensowenig steht er mit dem nur 4 km entfernten Hotamis-See in Verbindung.

Im Laufe der Zeit haben sich infolge der Verdunstung des Wassers Spuren von Soda angesammelt, die nicht nur im Sommer an den trockenen Stellen sichtbar werden, sondern auch geschmacklich im Wasser bereits leicht wahrgenommen werden können. Im Gebiet des Sees regnet es sehr wenig, und im Sommer lagert auf der Hochebene tagsüber eine solche Hitze, daß es fast immer zu Luftspiegelungen kommt.

Während des größten Teiles des Jahres umgibt ein breites Band von Rohr die freie Seefläche, das aber gewöhnlich nicht an das Ufer herankommt, sondern einen 10 bis 25 m breiten Gürtel mit Wasser freiläßt. Der Boden besteht aus einem weißgrauen Mergel, der viele mazerierte Pflanzenreste enthält.

Das Wasser ist während des ganzen Jahres grün in verschiedenen Nuancen. Die Färbung wird weitgehend durch das Phytoplankton hervorgerufen. Anorganische Trübungen sind selten, und das Wasser wäre an sich ohne das Plankton transparent. Mehr oder weniger starke Wasserblüten konnte ich bei jeder Untersuchung beobachten.

Die Temperaturen sind zu jeder Jahreszeit relativ hoch (Tabelle 4). Eine Eisdecke bildet sich nie im Winter trotz der großen Höhe über dem Meeresspiegel. Erstaunlicherweise kommt es aber umgekehrt nie zu ungewöhnlich hohen Temperaturen im Sommer. Da der See auch in der heißesten Jahreszeit (August) nicht ganz auf 25° C kommt, möchte ich annehmen, daß bei der geringen Wärmekapazität des Sees in den kalten Nächten die tagsüber aufgenommene Wärme wieder ausgestrahlt wird. Geringe Tiefe und nächtliche Ausstrahlung verhindern auch eine stärkere Temperaturschichtung, so daß es bei schwächeren Winden bereits zu Durchmischungen kommt. Dementsprechend verhalten sich auch die übrigen Haushalte. Das SBV ist außerordentlich hoch, so daß man nicht mehr von temporärer Härte sprechen kann, zumal das Seewasser sodahaltig ist. Der pH-Wert von 9,0 ist relativ hoch, wenn auch nicht außergewöhnlich für die anatolischen Seen; doch würde er sich schwer mit dem hohen SBV in Einklang bringen lassen, wenn dieses allein auf Carbonathärte beruhte, da die erforderliche Gleichgewichtskohlensäure den pH-Wert herabsetzen müßte. Zu einer Härteschichtung kommt es nach dem vorher Gesagten erwartungsgemäß nicht. Die ungewöhnliche Härteabnahme im Frühling 1954 ist zwar unverständlich, kann aber trotzdem nicht auf einen Analysenfehler zurückgeführt werden, da dieselbe HCl-Lösung mit konstantem Faktor bei der Untersuchung der übrigen Seen gleichzeitig richtige Werte gab. Sicherlich ist im Frühjahr das Wasser stärker verdünnt, wie man am höheren Wasserspiegel auch erkennt. Ungeklärt bleibt nur, warum sich diese Härteabnahme nicht auch im Frühjahr 1953 äußerte und warum die Härte umgekehrt im August beim Sinken des Wasserspiegels nicht stieg. Ich halte es bei den hohen Kalkkonzentrationen nicht für ausgeschlossen, daß zu gewissen Zeiten Kalk nach CO_2-Evasion infolge hoher Temperaturen oder starker Assimilation ausfällt. Die weißliche Bodenfärbung scheint dafür zu sprechen.

Fast immer hat der See ein Sauerstoffdefizit von mindestens 10% (Tabelle 4). Zweifellos zeugt das von einem starken Sauerstoffverbrauch und indirekt auch von dem Vorhandensein zahlreicher organischer Substanzen. Am stärksten ist die Zehrung über Grund, besonders dann, wenn es im Sommer kurzfristig zu einer kleinen Schichtung kommt. Im Frühjahr 1953 und 1954 waren die Sauerstoffkonzentrationen absolut und relativ über Grund höher als in der Nähe der Oberfläche. In beiden Fällen stellte ich in der Nähe des Bodens große Mengen von Fadenalgen (*Spirogyra*) fest, die offenbar durch Abspalten von Sauerstoff das normale Defizit weitgehend bis fast zur Sättigung kompensierten.

An freien Phosphaten ist der Süleyman-See nicht so reich wie der Aksehir- und Marmara-See. Immerhin sind stets gut nachweisbare Mengen vorhanden, so daß der eutrophe Charakter des Sees nicht in Frage gestellt werden kann. Für die Feststellung, daß im Frühjahr 1953 weniger P in Lösung war als 1954, finde ich keine sichere Erklärung. Im Jahre 1953 gab es im See allerdings weit mehr Fadenalgen; es ist daher nicht ausgeschlossen, daß die Phosphate von diesen weitgehend assimiliert oder zumindest gespeichert wurden.

Zu jeder Jahreszeit ist der Süleyman-See auch reich an Plankton. Trotz der geringen Tiefe des Sees gibt ein einziger Vertikalfang bereits eine dichte Brühe von Organismen. Das Plankton (Tabelle 2) setzt sich praktisch nur aus Daphnien und Diaptomiden zusammen. Nebeneinander existieren fast immer zwei Arten, wahrscheinlich *Daphnia magna* und *longispina*. Im Hochsommer sind die Daphnien ebenso wie im Aksehir-See nicht sehr zahlreich, während der übrigen Jahreszeit dominieren sie aber wie im Marmara-See. Leider sind die Daten noch zu spärlich, um zwischen den hydrographischen Daten und den einzelnen Planktonformen Beziehungen erkennen zu können.

Die Bodenfauna des Süleyman-Sees schien nach der Untersuchung im Herbst nicht so üppig wie in den zuerst beschriebenen Seen zu sein, wenngleich er auch zu dieser Zeit immer noch zu den besten gehörte. Nach der Frühjahrsuntersuchung erwies er sich aber dem Aksehir- und Marmara-See in dieser Hinsicht gleich und mit Abstand reichhaltiger als die noch zu besprechenden Seen. Oligochäten enthielt die im Herbst entnommene Probe überhaupt nicht. Sie bestand ausschließlich aus Chironomiden und zahlreichen Ephhippien (3500 pro m^2). Auch die Frühjahrsproben enthielten neben Ephhippien nur Chironomiden-Larven vom *Chironomus*- und *Tanytarsus*-Typ. Zusammen mit dieser Probe wurde auch eine dünne Schicht Fadenalgen erfaßt mit vielen Daphnien und Ephhippien, die auf dem Boden lagen.

An Fischen gibt es im Süleyman-See nur Karpfen. Nachdem der See ausgetrocknet war, wurde er im Jahre 1939 mit 4 Paar Karpfen aus dem benachbarten Hotamis-See neu besetzt. Es gibt also weder Raub- noch irgendwelche anderen Friedfische! Die Karpfen wachsen bedeutend langsamer als im Aksehir-See und Marmara-See. Schon relativ kleine Individuen (bisweilen mit 20 bis 25 cm Länge) können reif werden. Die Karpfen in den Fängen haben eine mittlere Länge von 36 cm (Rogener) und das Höchstgewicht beträgt 3 bis 4 kg. Vor einigen Jahren sollen die Karpfen noch größer gewesen sein. Diese Angabe ist wichtig für die zukünftigen Bewirtschaftungsmaßnahmen.

IV. *Der Apolyont-See* (See von Apollonia)

Untersuchungsdaten: 9. April 1953; 13. August 1953; 29. November 1953; 23. April 1954.

Mit der Besprechung dieses Sees stoßen wir auf ein Gewässer, das in seinem Grundcharakter zwar auch noch eutroph anmutet, das aber durch Versagen eines Haushaltes im Effekt oligotroph ist. Die eutrophe Grundkonstitution des Apolyont-Sees kommt wegen der ständigen tonigen Trübungen nicht zur Auswirkung, so daß der See tatsächlich oligotroph oder argillotroph im Sinne E. NAUMANS bezeichnet werden muß.

Der Apolyont-See liegt in den tektonischen Senkungen von Gönen-Bursa nur 8 m über dem Meeresspiegel und 22 km von der Marmara entfernt. Als maximale Tiefe fand ich im Frühling 5 m und im Sommer 2 m. Möglicherweise gibt es einzeln noch tiefere Löcher. Da die Ufer sehr flach auslaufen, ändert sich auch die Größe des Sees mit dem Sinken des Wasserspiegels ganz beachtlich. Selbst wenn man aber die größte Ausdehnung in Betracht zieht, dürfte der von LAHN angegebene Wert von 240 km² für die Oberfläche bei weitem zu groß sein. DEVEDJIAN gibt nur 28 km für die Länge und 4 km für die Breite an. Diese Werte dürften auch eher zutreffen als die entsprechenden von LAHN (24×12 km). Der Apolyont-See ist auf keinen Fall größer als der Manyas-See. Nach einer planimetrischen Ausmessung der Karte komme ich auf 150 km².

Der See hat einen Hauptzufluß (Kirmasti Gayi) und eine Anzahl kleinerer Bäche. Der Ausfluß geht in den Simav Gayi (Rhyndacus der Alten), der auch das Wasser des Manyas-Sees aufnimmt, so daß beide Seen miteinander in Verbindung stehen. Die Rohr- und Schilfbestände sind, verglichen mit denen anderer Seen, auch im Verhältnis zur Oberfläche, gering. Nur am Süd- und Westufer sind sie etwas dichter. Der Boden besteht aus einem graugelblichen Schlick mit sehr wenig pflanzlichen Resten.

Wie bereits einleitend gesagt, ist das Wasser fast immer trüb, wenn auch gewöhnlich nicht so trüb wie im benachbarten Manyas-See. Die Trübungen werden teilweise durch tierische und pflanzliche Einzeller hervorgerufen; größtenteils sind sie aber anorganischen Ursprungs. Letztere sind sehr fein und passieren zum Teil sogar gehärtete Filter. Wegen der Trübungsstoffe hat der See auch immer eine gelbgraue Färbung. An der Oberfläche kann man fast immer, besonders in der Nähe des Dorfes Apolyont, grüne Wasserblüten beobachten.

Die flachen Seen Nordanatoliens, die in der Nähe der Marmara liegen und zu denen auch der Apolyont-See gehört, passen sich sehr rasch den mittleren Temperaturen der Luft an. Mit den ersten warmen Tagen im Frühling erwärmen sie sich schnell und sind den flachen Seen der Hochebene um fast einen Monat im voraus (Tabelle 5). Gegenüber dem flachen Marmara-See im warmen und geschützten Tal des Hermos macht sich aber doch schon die nördliche Lage und vor allen Dingen die Wirkung der Nordwinde, die im Frühling noch lange kalt vom Schwarzen Meer her wehen, bemerkbar. Die Abkühlung erfolgt im Herbst ebenfalls sehr schnell; nach eigener Beobachtung fiel die Temperatur während eines kalten Sturmes im November innerhalb von 2 Tagen von 7 auf 3° C. Erstaunlicherweise hatte das Wasser Mitte August nur eine Temperatur von gut 21° C, während einige Tage später der hoch gelegene Aksehir-See noch 23° C zeigte. Auch diese Temperatur war nicht hoch, wie bereits betont wurde, muß aber mit der starken Ausstrahlung, den kalten Sommernächten in Anatolien und der geringen Tiefen der Seen erklärt werden. Auffällig ist, daß diese Wirkung in der Nähe des Meeres und auch in Höhe des Meeresspiegels noch größer ist als in der Hochebene! Offenbar ist im Spätsommer der Einfluß der geographischen Lage auf die Abkühlung ausschlaggebender als die Höhe über dem Meeresspiegel. Die Erwärmung im Frühling hingegen scheint mehr durch die Höhe bestimmt zu werden.

Daher hat der Apolyont-See gegenüber dem flachen Aksehir-See in der Hochebene nicht einen viel längeren Sommer. Der Sommer ist nur um einige Zeit vorverlegt.

Eine ganz schwache Temperaturschichtung kommt nur im Frühling während der raschen Erwärmung zustande; sie ist aber nicht sehr stabil. Allgemein wird der See bei jedem etwas stärkeren Wind durchmischt, zumal er von keiner Seite her geschützt ist und eine ganz beachtliche Fläche hat.

Das SBV des Sees ist nicht besonders hoch (Tabelle 5). Die Werte sind nicht sehr charakteristisch und könnten sowohl einen eutrophen wie oligotrophen See anzeigen. Die jahreszeitlichen Veränderungen sind ebenfalls gering. Eine leichte Zunahme im August mag mit der Verdunstung und Einengung der Bicarbonate zusammenhängen. Offenbar findet aber auch im Sommer noch eine merkliche Wassererneuerung statt trotz Absinkens des Wasserspiegels, andernfalls müßte die Härte wegen der Verdunstung viel höher sein. Bei der unstabilen Temperaturschichtung kann keine Härteschichtung erwartet werden. Immerhin machten sich sofort kleine Unterschiede zwischen Oberfläche und Boden bemerkbar, wenn im Frühjahr auch nur eine geringe Temperaturschichtung zustande kam. Die pH-Werte sind ein wenig niedriger als in den bisher untersuchten Seen. Der Apolyont-See ist ganz offensichtlich nicht sodahaltig.

Von den bisher besprochenen Seen ist der Apolyont-See der erste, dessen Wasser fast das ganze Jahr über mit Sauerstoff gesättigt, ja zeitweise sogar übersättigt ist (Tabelle 5). Zu Übersättigungen kommt es leicht infolge Durchmischung mit Luft bei Stürmen oder durch Abspaltung von Sauerstoff bei der Assimilation der Algen. Durch den hohen Sauerstoffgehalt unterscheidet sich der Apolyont-See in charakteristischer Weise von den bisher besprochenen Seen, ohne Unterschied, ob diese in der Hoch- oder Tiefebene lagen. (Wie bereits erwähnt, ist die Abnahme des Sauerstofflösungsvermögens mit der Entfernung vom Meeresspiegel bei den Berechnungen berücksichtigt.) Der hohe Sättigungsgrad besagt, daß der Apolyont-See nicht nur ärmer an oxydierbaren Substanzen ist, sondern auch weniger organische Substanzen produziert. Nur im August, wenn auch in den anderen Seen der Sauerstoff stark abgenommen hat, zeigt auch der Apolyont-See ein relatives Minimum. Dadurch, daß die Löslichkeit des Sauerstoffs an sich schon bei den höheren Temperaturen absolut geringer ist, fällt natürlich eine weitere Sauerstoffzehrung durch Oxydation organischer Substanzen relativ noch mehr ins Gewicht. Die geringe Sauerstoffschichtung im Frühjahr entspricht der Härteschichtung zu dieser Zeit.

Der Apolyont-See ist relativ reich an Phosphaten (Tabelle 5). Unterschiede in der Schichtung und jahreszeitliche Veränderungen lassen die Untersuchungen nicht mit Sicherheit erkennen. Auffallend niedrig sind die Konzentrationen im November. Ein Teil der Phosphate könnte von den Algen gespeichert worden sein, denn gerade zu dieser Zeit hatte der See eine starke Wasserblüte. Erinnert sei an die Untersuchungen von Einsele und Grim, bei denen nach Düngung der Seen Phosphate von den pflanzlichen Organismen in solchen Mengen gespeichert wurden, daß bisweilen in den Organismen das normale N/P-Verhältnis völlig gestört wurde und im See von der Düngung nichts mehr zu merken war.

Der Apolyont-See ist in quantitativer Hinsicht äußerst arm an Plankton. Natürlich ergibt ein Vertikalfang in einem flachen Gewässer immer wenig Plankton im Verhältnis zu tieferen Seen. Das gilt aber auch z. B. für den Aksehir-See, der trotzdem planktonreich war. Daher ist tatsächlich die Planktonproduktion im Apolyont-See gering. Mit dieser Feststellung wird direkt bestätigt, was aus der geringen Sauerstoffzehrung bereits geschlossen wurde. Die in der Tabelle 5

angegebenen Planktonwerte müssen noch reduziert werden, weil in ihnen bis zu 90% anorganische Partikel und Einzeller erfaßt sind, die zusammen mit dem größeren Plankton sedimentieren. Über jahreszeitliche Unterschiede können unsere Proben nichts sagen. Das Plankton ist auch arm an Arten, vor allen Dingen fehlen größere Formen wie *Daphnia* und *Diaptomus* praktisch ganz (Tabelle 2). Charakteristisch sind die Rotatorien, zu denen sich im Sommer in geringeren Mengen *Cyclops* gesellt.

Da im bzw. am Boden organische Substanz nicht neugebildet, sondern nur umgesetzt wird, ist die Bodenfauna letzten Endes auf das angewiesen, was aus dem freien Wasser absinkt. Die Bodenfauna ist darum ein Spiegelbild der Lebewelt des freien Wassers. Nicht umsonst sucht man deswegen, in qualitativer und quantitativer Hinsicht, nach der Bodenfauna die Gewässer zu charakterisieren. Diese Beziehungen zeigt der Apolyont-See sehr deutlich: So arm wie das Plankton ist auch die Bodenfauna. — Die Proben bestanden aus Chironomiden-Larven und Oligochäten; im Gegensatz zu den bisher besprochenen Seen dominierten im Herbst und Frühling die Oligochäten. Unter den wenigen Chironomiden gab es mehr *Tanytarsus* als *Chironomus* und in der Nähe des Ufers neben den Oligochäten nur einzelne *Tanytarsus*.

Fische: Der wirtschaftlichen Bedeutung nach steht der Karpfen an erster Stelle, es folgen Hecht, Wels und Aal. Ferner nach einer Zusammenstellung und Bestimmung Kosswigs noch *Proterothinus marmoratus*, *Gobius lacteus*, *Bubyr Caucasicus*, *Syngnathus bucculentus*, *Clupeonella Muhlisi*, *Cobitis taenia*, *Nemachilus angorae*, *Alburnus alburnus*, *Chalcalburnus chalcoides*, *Rutilis sericeus*, *Blicca bjoerkna*, *Vimba vimba*, *Leuciscus cephalus*, *Rutilis rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*.

Die Karpfen werden selten länger als 50 cm. Nach den Angaben der Fischer sollen auch schon Exemplare mit 15 kg gefangen worden sein, doch dürften Karpfen mit diesem Gewicht im Apolyont-See sehr selten sein. Sie wachsen langsamer als im Aksehir- und Marmara-See.

V. *Der Manyas-See* (Milepolis oder Aphritis der Alten)

Untersuchungsdaten: 10. April 1953; 14. August 1953; 24. November 1953; 24. April 1954.

Der Manyas-See ist dem Apolyont-See in seiner geologischen Entstehung, seiner limnologischen Konstitution und geographischen Lage nach völlig gleich. Beide Seen liegen nur 37 km auseinander und bildeten im Neogen einen großen See. Der Manyas-See liegt ebenfalls nur 8 m über dem Meeresspiegel; er hat eine Länge von 28 km und eine Breite von 12 km. Die von ihm bedeckte Fläche beträgt übereinstimmend nach Devedjian und Lahn 200 km². Während ersterer eine maximale Tiefe von 8 m angibt, beschränkt Lahn sich auf „nur einige Meter". Ich selbst fand nur im Frühjahr 1953 bei Hochwasser einige Kilometer vom Land eine Tiefe von 3 m. Im Sommer war das Wasser an derselben Stelle nur 1 m tief. Indessen stellen unsere Untersuchungen keine systematischen Tiefenmessungen dar. Ich kann nur sagen, daß der See größtenteils nicht tiefer sein dürfte, und daß man von 3 m Tiefe an kein weiteres Gefälle mehr merkt.

Gespeist wird der Manyas-See durch den Koca Çayi und ein Dutzend kleinerer Rinnsale. Der Ausfluß geht zum Simav Çayi, in den auch der Apolyont-See sein Wasser ergießt. Wie bereits gesagt, schwankt der Wasserspiegel relativ beachtlich, doch sind mit diesen Schwankungen keine größeren Veränderungen der Oberfläche verbunden wie im Apolyont-See. Trotz der geringen Tiefe ist der See

weder verkrautet noch besonders stark mit Rohr und Schilf besetzt. Im Gegenteil, die ganze Fläche ist praktisch offen, und nur am Nord- und Westufer gibt es einige dichtere Pflanzenbestände. Der Boden besteht aus Schlamm von gelbgrauer, bisweilen auch schwärzlicher Färbung. Am Ostufer gibt es Sandbänke und im Süden einige Felsplatten und -blöcke. Organische Reste gibt es nur wenig im Schlamm.

Das Wasser des Manyas-Sees ist immer sehr trüb, weit mehr als im Apolyont-See. In Gefäßen sedimentieren die Trübungsstoffe auch nach Tagen nur höchst unvollständig; sie lassen sich auch durch gehärtete Filter nicht entfernen. Alle Farben und Färbungen des Wassers werden durch die graugelblichen Trübungsstoffe das ganze Jahr hindurch überdeckt.

Der Wärmehaushalt weist gegenüber dem Apolyont-See keine Besonderheiten auf, so daß sich größere Ausführungen erübrigen. Auffallend ist wiederum die relativ niedrige Temperatur im August. Die starke Ausstrahlung während der Nacht ließ sich bei einer Augustuntersuchung direkt nachweisen. Um 6 Uhr morgens war die Oberfläche etwas kälter als die 1-m-Schicht (Tabelle 6). Die Messung wurde zweimal mit zwei Thermometern kontrolliert, ist also ohne Zweifel korrekt! Diese unstabile Schichtung wird natürlich durch den geringsten Windstoß umgeworfen und spätestens im Laufe des Tages durch erneute Einstrahlung kompensiert.

Die geringe Temperaturschichtung im Frühjahr (10. April 1953) zeigt sich auch in den anderen Haushalten.

Das Wasser ist noch weicher als im Apolyont-See. Die Zuflüsse müssen also ein weniger kalkreiches Terrain durchlaufen bzw. weniger freie Kohlensäure (aggressive) enthalten oder überhaupt einen kürzeren Anlauf haben. Im Sommer nimmt die temporäre Härte bis zum Einsetzen der Regenfälle im Herbst durch Verdunstung zu. Der pH-Wert beträgt 9 bzw. 9,1, ist also etwas höher als im Apolyont-See, obwohl das Wasser auch nicht sodahaltig ist.

Der See ist allgemein gut durchlüftet, wie man bei der geringen Tiefe auch nicht anders erwarten kann. Im Frühjahr 1953 war er sogar bis auf den Boden mit Sauerstoff übersättigt, ja auffälligeweise dort noch stärker. Im August nahm der Sauerstoff nicht nur automatisch wegen der höheren Temperatur ab, sondern auch infolge der rascher ablaufenden Oxydationsvorgänge.

Wegen der kolloidalen Trübungen, die nicht restlos aus dem Wasser entfernt werden können, gestaltet sich die kolorimetrische Bestimmung der Phosphate etwas schwierig. Unsere ersten Untersuchungen ergaben deswegen auch keine genauen Resultate, zeigten aber immerhin durch eine intensive Färbung der Proben nach Reagenzzusatz große Mengen Phosphat an. Erst bei der letzten Untersuchung, bei der auch die Standardlösung mit filtriertem Seewasser angesetzt und Standard wie Probe dann auch noch in gleicher Weise verdünnt wurden, ergab sich mit 26 mg/m³ ein genauer Wert. Demnach haben Manyas- und Apolyont-See die gleichen Mengen. Ob die Werte jedoch im Sommer und Herbst bei stärkerer Verdunstung des Wassers relativ oder stärkerer Mineralisation der organischen Substanzen absolut zunehmen, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

Die vielen Trübungsstoffe erschweren die volumenometrische Bestimmung des Planktons in gleicher Weise; hier stören aber auch die vielen Einzeller wie Ciliaten, Flagellaten usw., die in jedem Fall den weitaus größten Teil des eingeengten Planktons ausmachen (Tabelle 6). Werden hierdurch auf der einen Seite zu hohe Werte vorgetäuscht, so geben die vertikalen Planktonfänge in einer dünnen Wasserschicht von nur 1 bis 2 m durch zu niedrige Werte ebenfalls kein richtiges Bild.

Der Tiefenfaktor läßt sich indessen bei der Beurteilung der Planktonmengen ausschalten, wenn man einen Vergleich mit gleich tiefen Seen wie Marmara-See z. B. anstellt. Es zeigt sich dann, daß selbst einschließlich der organischen wie anorganischen Partikel das Planktonvolumen in den sedimentierten Proben des Manyas-Sees wirklich gering ist.

Die qualitative Zusammenstellung des Planktons ist auch dieselbe wie im Apolyont-See (Tabelle 2); die Übereinstimmung zeigt sich auch im gleichzeitigen jahreszeitlichen Auftreten, z. B. *Daphnia* nur im August, oder die Rotatorien vorwiegend im Frühling (1953 und 1954). *Diaphanosoma* wurde nicht beobachtet; dafür gab es im Herbst einzelne Bosminen, die im Apolyont-See nicht gefunden wurden. *Bosmina* scheint in den anatolischen Gewässern wesentlich im Herbst aufzutreten.

Die mengenmäßige Zunahme der Bodentiere im Frühjahr, die sich in allen Seen äußerte, beläuft sich auf das Dreifache der im Herbst angetroffenen Mengen. Der Apolyont-See zeigt zwar dieselbe Zunahme, doch ist der Manyas-See im Herbst wie im Frühjahr doppelt so reich an Bodentieren wie der Apolyont-See. Er ist also tatsächlich wohl etwas besser und muß in dieser Hinsicht zu den guten, wenn auch nicht sehr guten Seen gezählt werden. Wie im Apolyont-See, kommen nur Oligochäten und Chironomiden-Larven vor, und wie dort überwiegen bei weitem die Oligochäten. Das zeigten sowohl die Untersuchungen im Herbst wie im Frühjahr. Die wenigen Chironomiden-Larven waren nur vom *Tanytarsus*-Typ. Im Apolyont-See gab es unter den wenigen Chironomiden-Larven noch einzelne *Chironomus*.

Nutzfische sind auch in diesem See Karpfen, Hecht, Wels und gelegentlich Aal; an sonstigen Fischen führt Kosswig noch an: *Proterhinus marmoratis*, *Gobius lacteus*, *Bubyr caucasicus*, *Caspialosa maeotica*, *Cobitis taenia*, *Nemachilus angorae*, *Chalcalburnus chalcoides*, *Rhodeus sericeus*, *Abramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Vimba vimba*, *Leuciscus cephalus*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*.

Im Manyas-See gibt es also eine ganz beachtliche Anzahl von Arten. Die meisten sind Friedfische, auf die nie gefischt wird, so daß sie sich uneingeschränkt vermehren. In dem an sich nicht gerade fruchtbaren See ist daher die Nahrungskonkurrenz besonders groß. Das kommt auch in dem langsamen Wachstum und der geringen Größe der Fische zum Ausdruck. Brachsen kommen nie auf 0,5 kg. Außergewöhnlich langsam wachsen auch die Karpfen. Beim Fang haben sie durchschnittlich eine Länge von nur 35 cm und ein Alter von mindestens 5 Jahren.

VI. *Der Iznik-See* (See von Nicaea oder Ascanius)

Untersuchungsdaten: 7. April 1953; 12. August 1953; 27. November 1953; 20. April 1954.

Die bisher besprochenen Seen waren flach und in ihrer Grundkonstitution eutroph, selbst wenn dieses in einigen Fällen durch Überlagerung eines anderen Faktors sich praktisch nicht mehr auswirkte. Alle diese Seen konnte man auch wohl, selbst wenn ihre Produktion nicht sehr groß war, als typische Karpfenseen bezeichnen. Es bleiben nunmehr noch eine Reihe von Seen zu besprechen, die allgemein tiefer und im Sinne Naumans harmonisch-oligotroph sind. Zwischen beiden Typen von Seen steht der Iznik-See, den man auf den ersten Blick auch für oligotroph halten würde, der sich aber weitgehend als eutroph oder eutrophiert erweist.

Der Iznik-See liegt in einem tektonischen Graben, der sich von der Gemlik-Bucht bis zur Senke von Geyve erstreckt. Er verläuft parallel zu den Gräben

Bursa-Apolyont- und Manyas-See auf der einen Seite und Izmit-Bucht—Sapanca-See auf der anderen. Im Quartär war der See sicherlich größer und sein Wasserspiegel lag 30 bis 35 m höher als jetzt. Auch in historischer Zeit gab es noch größere Schwankungen des Wasserspiegels, wie manche römische Ruinen unter Wasser beweisen, die nur noch bei sehr niedrigem Wasserstand sichtbar werden.

Der heutige See liegt 80 m über dem Meeresspiegel; seine maximale Länge beträgt 32 km und die Breite 12 km; insgesamt bedeckt er eine Fläche von 300 km². DEVEDJIAN führt als maximale Tiefe 55 m an, und SÖZER fand bei einer systematischen Untersuchung des Profils neuerdings 65 m. Nicht weit von SÖZERS tiefster Stelle kam ich vor Narlica (ungefähr in der Mitte des Südufers) 2 km vom Ufer entfernt auf eine Tiefe von 67 m. Die Längsufer werden in geringem Abstand von mittleren Bergen begleitet, so daß man durchaus an einen größeren Voralpensee erinnert wird. DEVEDJIAN erwähnt mehr als 30 meistens kleinere Zuflüsse, die von den anliegenden Bergen kommen. LAHN nimmt an, daß ein ursprünglich vorhandener Abfluß im Westen durch den Wellengang im Laufe der Zeit zugeschüttet wurde. PLINIUS (nach TESSIER) spricht vom Ascanius-Abfluß des Sees, und TESSIER selbst schrieb vor 80 Jahren, daß der Ascanius-Abfluß nur etwa 6 Monate lang, während der Regenzeit, den Überschuß des Seewassers abführt, im übrigen aber auch das Wasser des von PLINIUS zitierten Cius-Flusses aufnimmt. Heute sickert das Wasser, wie auch TESSIER teilweise annimmt, durch die Kies- und Sandbänke des Sees, und nicht weit unterhalb des Westufers sammelt sich das durchgesickerte Wasser zu einem oberirdischen Abfluß, der sich in den Golf von Gemlik ergießt. Die Ufer des Sees sind größtenteils sandig-kiesig, kleinere Strecken auch felsig; nur im Nordostteil, der allgemein flacher ist, finden wir größere Rohrbestände; kleinere gibt es sonst an flacheren Stellen oder in stillen Buchten. Der Seeboden besteht aus einem weichen schwarzen Schlamm, der teilweise von gelben Streifen durchzogen ist. In der Nähe des Ufers, teilweise bis auf 25 m Tiefe, stößt man nur auf Sand.

Das Wasser ist an sich immer klar und transparent; nur nach heftigen Stürmen und starken Regenfällen kann es in der Uferregion eine Zeitlang trüb bleiben. Fast immer hat das Wasser eine grüne Färbung, die leicht ins Blaue übergeht. Von den nahem Bergen sieht die Oberfläche häufig tief blau aus, so daß tatsächlich alle äußeren Anzeichen einen oligotrophen See vermuten lassen.

Die ersten drei Untersuchungen führte ich etwa 5 km südwestlich von Iznik etwa 600 m vom Ufer vor Karacakaya durch. Nach Angaben der Fischer sollte der See dort mit 90 m seine größte Tiefe haben. Tatsächlich gibt es dort aber keine Tiefen über 49 m. Die vierte Untersuchung fand dann vor Narlica an der oben angegebenen Stelle mit 67 m Tiefe statt.

Der Temperaturhaushalt ist wegen der größeren Tiefe grundsätzlich verschieden von dem der bisher besprochenen Seen (Tabelle 7). Die Erwärmung der Oberfläche im Frühjahr erfolgt wegen der anfänglichen Durchmischungen und Wärmeabgabe an die darunter gelegenen Schichten langsamer als in den flachen Seen. Dadurch unterscheidet er sich auch von den Seen in der Nähe, wie Apolyont- und Manyas-See. Im Jahre 1954 erwärmte sich der Iznik-See nach einem langen und harten Winter 2 bis 3 Wochen später als im Jahre 1953. Das Temperaturgefälle war zu dieser Zeit am stärksten zwischen 0 und 10 m; bis zum Boden hin erfolgte dann eine weit geringere, aber gleichmäßigere Abnahme. Die am 7. April 1953 über Grund gemessene Temperatur von 8,1° C dürfte nur wenig über der Minimumtemperatur während der Vollzirkulation im Winter liegen. Im Jahre 1954 wurde am 20. April, also 2 Wochen später, über Grund nur 5,3° C

gemessen. Gewiß fand die Untersuchung an einer tieferen Stelle statt, das stört aber den Vergleich nicht, da die Temperatur in 40 m Tiefe nicht wesentlich höher war. In dem äußerst strengen Winter 1953/54 kühlte das Wasser also bis auf 5,3° C ab. Diese Temperatur stellte ich auch bei einer kleinen Zwischenuntersuchung im Februar in der Nähe des Ufers fest. Die Tiefsttemperaturen dürften also in den einzelnen Jahren zwischen 5 und 8° C liegen. Es kommt also nie zu einer inversen Schichtung.

Aus rein äußeren Gründen konnte zwischen April und August keine weitere Untersuchung durchgeführt werden, wie es für diesen See notwendig gewesen wäre. Die am 12. August gemessene Oberflächentemperatur dürfte zwar nicht weit vom absoluten Maximum liegen; doch gibt es Anzeichen dafür, daß das Maximum schon etwas überschritten war. Dafür spricht, daß die Temperaturen der flacheren benachbarten Seen zu dieser Zeit wegen der nächtlichen Ausstrahlung bei geringerer Wärmekapazität um 3 bis 4° C niedriger waren. Ferner hatte sich bis zu einer Tiefe von mindestens 10 m, aber weniger als 20 m, wahrscheinlich infolge kleinerer Zirkulationen nach Abkühlung der Oberfläche ein homothermes Epilimnion gebildet. Seit April hatte auch die Temperatur in 20 m Tiefe um 2,5° C zugenommen. Auch diese Zunahme spricht für eine Wärmeabgabe der Oberfläche. Infolge des teilweisen Wärmeaustausches in den oberen Schichten entstand zwischen 10 und 20 m eine ganz ungewöhnlich starke Sprungschicht, die bei Zwischenmessungen noch stärker zum Ausdruck gekommen wäre. Obwohl die Temperatur in 20 m Tiefe höher war als allgemein um diese Zeit in europäischen Gewässern von gleicher Konstitution, so ist man doch überrascht, hier nur 11,5° C zu finden. Am Boden blieb die Temperatur seit April praktisch unverändert. Ende November war die Oberfläche auf 12° C abgekühlt — an flacheren Stellen schon auf 10,8° C — und die Teilzirkulationen hatten schon die 30-m-Schicht erfaßt. Das Wasser war homotherm bis auf 30 m und die Sprungschicht auf 30 bis 35 m hinuntergedrückt. Durch die Zirkulationen bekam die 30-m-Schicht jetzt ihre höchsten Jahrestemperaturen. Das Wasser über dem Boden hatte seit April um 0,5° C zugenommen.

Es wäre eine dankbare Aufgabe, die Temperaturverhältnisse dieses Sees in sehr kurzen zeitlichen und räumlichen Abständen zu untersuchen und mit europäischen Seen zu vergleichen. Die Behauptungen Devedjians, daß der Iznik-See sehr brackig ist, können nicht aufrechterhalten werden. Gemeint sein kann nur, daß das Wasser eine hohe temporäre Härte besitzt und vielleicht gewisse Spuren von Soda. Diese Angabe von Devedjian, die sich auch in der ältesten geographischen und historischen Literatur wiederholt, geht letzten Endes auf Aristoteles zurück. Dieser sagt aber ausdrücklich, daß es sich nicht um Meeressalze handelt. Wenn die Begriffe nicht inzwischen gewechselt haben, müßte der See nach ihm Salpeter enthalten (wahrscheinlicher Soda). Wie dem nun auch sei, der See scheint sich in chemischer Hinsicht verändert zu haben, da heute geschmacklich keine Besonderheiten festgestellt werden können. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß der See zeitweise einen stärkeren Abfluß besitzt, daß sich aber in anderen Zeiten eine Sperre bildet, der Wasserspiegel ansteigt und bei relativ geringerer Wassererneuerung und stärkerer Verdunstung etwas Soda anreichert. Da der See heute einen unterirdischen Abfluß hat, kann er auch gar nicht brackig sein, zumal er keine brackigen Zuflüsse hat.

Jahreszeitliche Unterschiede im SBV gibt es fast kaum (Tabelle 7). Zumindest sind die kleinen absoluten Differenzen nicht diskutabel, da geringste Unterschiede im Faktor bei großem Säureverbrauch absolut schon Differenzen vortäuschen

können. Man könnte geneigt sein, eine Abnahme der Werte im Sommer anzunehmen, zumal bei den höheren Temperaturen Gleichgewichtskohlensäure entweicht. Da diese Abnahme sich auch in den temperaturmäßig veränderten Bodenschichten zeigt, handelt es sich wohl nur um Abweichungen innerhalb der Fehlergrenze der Bestimmung. Die relativ größeren Unterschiede zwischen Oberfläche und Boden besonders im Frühjahr sind wohl echt. Die relativ geringen Oberflächenwerte sprechen für eine biogene Entkalkung. Auch die beobachtete Härtezunahme über Grund geht wohl auf organische Kalkinkrustationen zurück, die nach Absinken und Mineralisation toter Organismen bei niedrigen Temperaturen und Überschuß an aggressiver Kohlensäure wieder in Lösung gegangen sind.

Auffallend hoch, wenn auch nicht so hoch wie im Aksehir- und Marmara-See, sind die pH-Werte (Tabelle 7). An der Echtheit der Werte ist nicht zu zweifeln, da das Gerät während jeder Untersuchung an einer gepufferten Lösung mit $pH = 9$ geeicht wurde. Bei der großen Menge Gleichgewichtskohlensäure, die der hohen temporären Härte entspricht, sollte man aber einen niedrigeren pH-Wert erwarten. Da dies nicht der Fall ist, mag das hohe SBV auch auf geringe Sodamengen deuten.

Bis zu 20 m Tiefe ist der See, von geringen Abweichungen abgesehen, fast immer mit Sauerstoff gesättigt (Tabelle 7). Im Frühjahr 1953 kam es sogar, besonders an der Oberfläche selbst, zu gewissen Übersättigungen. Diese können bei starker Assimilation des Planktons oder verzögerter Sauerstoffevasion nach einem Temperaturanstieg entstehen. Der erste Fall kann nur klar direkt erkannt werden, wenn auch eine absolute Sauerstoffzunahme stattgefunden hat. Für diesen Nachweis fehlen uns aber genügend Untersuchungen. Indessen läßt eine starke Sauerstoffzehrung in den tieferen Schichten besonders in der Folgezeit erkennen, daß vorher in den oberen Schichten viel organische Substanz gebildet, also auch viel assimiliert und Sauerstoff abgespalten wurde. Die Sauerstoffübersättigung muß also wahrscheinlich auf Sauerstoffabspaltung bei starker Assimilation des Phytoplanktons zurückgeführt werden.

Die Temperatursprungschicht fällt nicht mit der Sauerstoffsprungschicht, wie meistens in den eutrophen Gewässern, zusammen (erstere lag zwischen 10 und 20 m, letztere zwischen 20 und 30 m). Beim Betrachten der absoluten Sauerstoffwerte wird das verständlich. Wir haben ein Sauerstoffgefälle von oben nach unten, bedingt durch Sauerstoffevasion infolge der Temperaturerhöhung. In der 10-m-Schicht zeigt es sich etwas verzögert. Das zweite Gefälle geht vom Boden nach oben infolge Zehrung durch organische Substanzen. Ungefähr in der Mitte verlaufen beide Vorgänge am schwächsten, so daß sich absolut hier der meiste Sauerstoff vorfindet. Da die 20-m-Schicht bereits zum thermischen Hypolimnion gehört, ist das Sättigungsvermögen bei niedriger Temperatur hoch; wegen des größeren Abstandes vom Boden sind jedoch relativ wenig organische Substanzen oxydiert worden. Eine weitere Ursache für das Ansteigen der Sauerstoffwerte besteht wohl darin, daß in dieser Schicht noch assimiliert wird, obwohl sie schon unter der Thermokline liegt. Das zeigt übrigens auch die völlige P-Abnahme. Im Gegensatz zu den oberen Schichten findet hier aber wegen der niedrigen Temperatur keine Sauerstoffevasion statt. Insgesamt zeigt die Augustuntersuchung, daß die Sauerstoffzehrung sogar in den oberen Schichten um diese Zeit größer ist als die Sauerstoffproduktion.

Während der Teilzirkulation, die am 27. November beobachtet wurde, lagen Temperatur- und Sauerstoffsprungschicht zwischen 30 und 35 m Tiefe. In der homothermen Schicht des Epilimnions war bei den Durchmischungen mit Luft

und gleichzeitiger Temperaturabnahme der Sauerstoffgehalt des Wassers absolut schon wieder angestiegen. Während der Zirkulationen wurden auch schon die oberen nährstoffreicheren Schichten des Hypolimnions angegriffen, so daß im Epilimnion, wie häufig um diese Zeit, eine neue Planktonentwicklung zustande kam, die ihrerseits eventuell auch zu der Erhöhung der Sauerstoffkonzentrationen führte. Unterhalb von 35 m ist aber die Sauerstoffzehrung ganz beachtlich weitergegangen. Eine Sättigung von nur 27 % beweist deutlich den eutrophen Charakter des Iznik-Sees, da in oligotrophen Seen die Sättigung höchstens bis auf 40 % fällt. Die Frühjahrsuntersuchung 1954 (20. April) fand 2 Wochen später als im Jahre 1953 statt. Obwohl die Temperatur niedriger war als im Vorjahr, war die Schichtung stabiler und hielt schon länger an. Die Differenz zwischen Oberfläche und Boden betrug im Frühjahr 1954 5,5° C, 1953 3,5° C. Dementsprechend zeigte eine relativ starke Sauerstoffzehrung über Grund auch, daß bereits viel organische Substanz produziert worden war.

Von allen bisher besprochenen Seen in Anatolien läßt allein der Iznik-See die P-Umsätze erkennen (Tabelle 7). Während der Frühjahrsvollzirkulation betrug die Konzentration überall rund 20 mg/m³ P. Der Iznik-See ist also auch in dieser Hinsicht durchaus eutroph. Im Sommer wurde das gesamte Phosphat bis auf geringe Spuren wahrscheinlich sogar recht schnell (vgl. 7. April 1953 mit 20. April 1954) assimiliert. Die Assimilationsgrenze lag zwischen 20 und 30 m, also unterhalb der Thermokline (vgl. S. 29). Am Boden war schon deutlich eine Phosphatanreicherung erkennbar. Während der Teilzirkulationen im Herbst (27. November) gab es im homothermen Epilimnion bis auf 30 m Tiefe schon wieder mehr als Spuren von Phosphat, weil die obere Schicht des sommerlichen Hypolymnion angegriffen und die vorhandenen Phosphate auf die oberen Schichten des Epilimnions verteilt worden waren. Dem entspricht, daß umgekehrt wieder Sauerstoff in das bisherige obere Hypolimnion gelangte. Unterhalb von 35 m Tiefe ging indessen weiter eine enorme P-Anreicherung vonstatten. Die vertikalen Netzfänge brachten den Nachweis, daß unabhängig von der Jahreszeit immer reichlich Plankton vorhanden ist (Tabelle 7). Der Iznik-See zählt wegen des Planktonreichtums zu den besten Seen Anatoliens. Gewiß kann man ihn schwer mit den anderen flachen Seen vergleichen, da in einem Falle eine sehr große Wassersäule, im anderen nur eine sehr dünne Schicht filtriert wird. Bei einer Umrechnung pro Volumeneinheit stände der Iznik-See sicherlich hinter den eutrophen flachen Seen zurück. Fischereibiologisch ist diese Umrechnung aber zu einem gewissen Grad berechtigt, denn für die Fische ist ja nicht nur die absolut vorhandene oder produzierte Menge, sondern auch die Dichte der Plankter (Greifbarkeit Demolls) von Bedeutung. Allerdings wird das Plankton auch wiederum nicht auf die ganze Wassersäule gleichmäßig verteilt sein, sondern in mehr oder weniger breiten Schichten leben. Mit der Umrechnung auf die Volumeneinheit würde man daher den entgegengesetzten Fehler begehen und außerdem noch das Maß für die wirklich vorhandenen Mengen verlieren. Eine befriedigende Lösung können nur Stufenfänge bringen, die im Rahmen dieser Untersuchungen aber nicht durchgeführt werden konnten. Produktionsbiologisch ist jedenfalls die unter der Flächeneinheit vorhandene Menge Plankton, auch wenn es sich nicht um die Urproduzenten handelt, angebrachter als die Umrechnung pro Volumeneinheit. Charakteristische quantitative jahreszeitliche Unterschiede lassen die Untersuchungen nicht erkennen. Im Plankton herrschen *Diaptomus* und *Cyclops* fast während des ganzen Jahres vor, ohne daß die eine oder andere Form eine bestimmte Jahreszeit bevorzugt (Tabelle 2); im Gegenteil, während im Frühjahr 1953 *Diaptomus* dominierte,

gab es zu derselben Zeit 1954 mehr *Cyclops*. *Daphnia* kam, wie auch sonst, im Sommer vor, während *Bosmina* sich, wie in den anderen Seen, besonders im Herbst einstellte. Im Herbst bildete auch *Diaphanosoma* ein absolutes Maximum.

An Bodentieren ist der Iznik-See ungewöhnlich reich; mengenmäßig stand er bei der Untersuchung im Herbst an dritter Stelle von allen Gewässern und direkt nach dem Akschir- und Marmara-See. Es dominierten die Oligochäten bei weitem vor den Chironomiden-Larven. Auch im Frühjahr kam der Iznik-See direkt nach den drei eutrophen Seen; wieder gab es mehr Oligochäten als Chironomiden. Die Probe aus der Mitte des Sees enthielt neben den Oligochäten nur einzeln *Tanytarsus*, weiter zum Ufer hin, vielleicht zur zufällig, mehrere *Chironomus* und einzelne *Tanytarsus*. In der Mitte des Sees wurde auch eine *Planaria* gefunden.

Der Iznik-See ist an Fischen nicht besonders artenreich; vor allen Dingen fehlen pelagische Raubfische; in geringen Mengen kommen Welse vor. Wirtschaftlich wichtige Fische sind Karpfen und *Pararutilus frisii*. Von letzterem unterscheiden die Fischer zwei Formen, die sie wie getrennte Arten mit verschiedenem Namen bezeichnen: Akbalik und Levgit. Der Levgit soll allgemein klein, ganz oder zeitweise steril sein, einen „helleren" Kopf besitzen, vegetarische Nahrung zu sich nehmen und immer im See leben. Der Akbalik soll immer größer sein, laichreif werden und auf 3,5 kg kommen. Sein Kopf ist sehr dunkel, er lebt von tierischer und pflanzlicher Nahrung und begibt sich zur Laichzeit in die Zuflüsse. Morphologische Unterschiede können nicht angegeben werden. Bei der vorläufigen Untersuchung eines Fanges vom 21. April 1954 stellte ich fest, daß die als Levgit bezeichneten Individuen eine Länge von 16 bis 31 cm hatten und durchschnittlich 23 cm lang waren, während die Länge vom Akbalik zwischen 34 und 48 cm variierte bei einem Mittelwert von 42 cm. Die Altersbestimmung auf Grund des Schuppenbildes erfordert eine gründliche Untersuchung und ist schwierig; doch scheint nach den vorläufigen Ergebnissen der Levgit nur die Jugendform des Akbalik mit einem Alter von 2 bis 3 Jahren zu sein. Wahrscheinlich wird das Problem dieselbe Lösung finden wie das der Schweb- und Grundforellen des Bodensees (Wagler und Schindler).

Der Karpfen kann im Iznik-See verhältnismäßig groß werden, und die gefangenen Exemplare sind durchschnittlich 43 cm lang. Da sie aber ziemlich langsam wachsen, sind die großen Individuen allgemein sehr alt. Alt werden können sie aber deswegen, weil auf sie in diesem See nicht intensiv gefischt werden kann.

Gefischt wird gelegentlich noch auf *Silurus glanis*, *Chalcalburnus chalcoides*, *Rutilus rubilio* (gördek genannt, der etwa eine Spanne lang wird), *Vimba vimba* und *Gasteroceus*. Es kommen dann noch folgende Arten vor: *Blennius fluviatilis*, *Proterorhinus marmoratus*, *Leuciscus boristhenicus* und *Nemachilus angorae*. (Die unveröffentlichte Liste dieser Fische verdanke ich Prof. Kosswig, der auf zahlreichen Exkursionen das Material sammelte und bestimmte.)

VII. *Der Sapanca-See* (Sophon der Alten)

Untersuchungsdaten: 25. April 1953; 28. August 1953; 29. November 1953; 12. April 1954.

Dieser See liegt in dem parallel zum Iznik-See verlaufenden tektonischen Graben, der die Verlängerung der Izmit-Bucht darstellt und sich bis in das Tal von Adapazari erstreckt. Möglicherweise bildete er sogar mit dem Sakarya-Fluß ein System. Obwohl in diesem Graben gelegen, verdankt der See direkt seine Entstehung den durch Flußablagerungen gebildeten Schwellen.

Der Sapanca-See liegt 30 m über dem Meeresspiegel; er besitzt eine Länge von 16 km, und die maximale Breite beträgt 6 km. Insgesamt bedeckt er eine Fläche von 60 km². Die bei DEVEDJIAN angegebene Tiefe von 250 m ist völlig falsch. LAHN gibt an, daß der See tiefer als 50 m ist. Ich selbst kam bei meinen Untersuchungen nur auf 52 m mit dem Bodengreifer, doch stellte ERINC 1949 bei der Untersuchung des ganzen Profils maximal eine Tiefe von 61 m fest. Zahlreiche kleinere Zuflüsse führen dem See Wasser zu; durch einen etwas größeren Abfluß wird der See zum Sakarya-Fluß entleert, also zum Schwarzen Meer hin, im Gegensatz zum Iznik-, Apolyont- und Manyas-See, deren Wasser zur Marmara abfließt.

Rohrbestände beschränken sich auf ganz schmale Zonen im Osten und Westen, auch sonst ist die submerse Pflanzenwelt nicht üppig. Das sandige Südufer bildet größtenteils einen schönen Strand. Der Seeboden besteht mit Ausnahme der sandigen Uferzone aus einem grauen Schlick.

Die Färbung des Sees ist in verschiedenen Nuancen grünlich. Zeitweise treten leichte Trübungen auf.

Der Wärmehaushalt gleicht dem des Iznik-Sees weitgehend, doch ist die Wärmekapazität offenbar nicht ganz so groß (Tabelle 8). Das äußert sich besonders im Herbst bei der Abkühlung und dem Vordringen wärmeren Wassers in die Tiefe während der Teilzirkulationen. Immerhin hatte auch der Sapanca-See Ende November noch eine Temperatur von 11,4° C im Epilimnion, während im benachbarten Apolyont-See die Temperatur bereits auf 3° C gesunken war. Umgekehrt bleiben die Temperaturen im Frühjahr in den oberen Schichten hinter dem Apolyont-See um 14 Tage zurück. Im Sommer sind die Oberflächentemperaturen höher als in den flachen Seen in der Nähe! Das scheint paradox, hängt aber mit der schnellen nächtlichen Auskühlung der flachen Seen zusammen. Aus demselben Grunde friert der Sapanca-See im Winter nicht zu und hat eine höhere Temperatur als die flachen Seen. — Die Temperatursprungschicht ist im Sapanca-See noch ausgeprägter als im Iznik-See. Am 28. August betrug der Temperaturunterschiede zwischen 10 und 15 m 11,7° C, zwischen 10 und 20 m 14° C (Iznik-See 13° C). Im Herbst fand sich in 30 m Tiefe immer noch kaltes Wasser vom letzten Winter; die niedrigen Temperaturen sind also nicht auf die herbstliche Abkühlung zurückzuführen. Relativ stark unterschieden sich die Temperaturen über Grund im Frühjahr 1953 und 1954 (vgl. Iznik-See). Die niedrige Temperatur von 5,3° C im Jahre 1954 zeugt sicher von dem langen kalten Winter und dürfte ungefähr den niedrigsten Wert des Winters während der Vollzirkulation wiedergeben.

Das SBV ist sehr gering, besonders im Vergleich zu den übrigen bisher untersuchten Seen. Merkwürdigerweise hat der Iznik-See, geologisch im gleichen Gebiet und ganz in der Nähe, rund 20 DH° mehr. Große Veränderungen vollziehen sich nicht im Laufe des Jahres; nur während der Sommerstagnation scheint sich eine gewisse Schichtung herauszubilden, die jedoch keine Schlüsse auf die Produktionsfähigkeit des Sees zuläßt. Bei der Untersuchung am 12. April 1954 wurde an der Oberfläche ein pH-Wert von 9,1 gemessen.

Mit Sauerstoff ist der See im Frühjahr bis zu 10 m Tiefe zu 100% gesättigt; im Laufe des Sommers tritt jedoch auch hier eine Zehrung ein. Über dem Boden nimmt der Sauerstoff schon im Frühjahr recht bald merklich ab, so daß die Sättigung im Sommer nur 29% beträgt. Der See, der sonst in seiner ganzen Konstitution einen durchaus oligotrophen Charakter zeigt, mutet in dieser Hinsicht weitgehend meso- oder eutroph an. Wegen eines überraschend einfallenden und lange anhaltenden Sturmes konnte die Untersuchung im Herbst nicht vollständig durchgeführt werden, so daß nur Daten bis zu 30 m Tiefe vorliegen. Da in dieser Tiefe

das Wasser nur noch 27 % gesättigt war, dürfte die Zehrung über Grund nahezu vollständig gewesen sein. In der Schicht des stärksten Temperaturgefälles zwischen 10 und 15 bzw. 20 m zeigt sich kein entsprechendes Sauerstoffgefälle. Dieses liegt vielmehr zwischen 20 und 30 m Tiefe. Allgemein ist die Sauerstoffzehrung viel stärker als im Iznik-See. Das ist überraschend, weil der See, wie wir noch weiter sehen werden, oligotroph zu sein scheint. Es sei jedoch vorausgenommen, daß bei jedem Planktonfang das Netz ungewöhnliche Mengen Detritus und vielfach pigmentlose Einzeller von Bakterien- bis Ciliatengröße enthielt, die sicherlich nach ihrem Tode viel Sauerstoff zehren.

Unsere Feldmethoden ließen nicht entscheiden, ob Phosphate überhaupt nicht oder nur in geringsten Spuren vorhanden sind. Sicherlich liegen die Konzentrationen unterhalb von 1 mg/m³ P und sind wahrscheinlich geringer als 0,1 mg, also auch mit den feinsten Mitteln nicht mehr nachweisbar. Nur im Frühjahr 1954 wurde über dem Boden 1 mg sicher nachgewiesen. Die geringe P-Konzentration steht nicht im Einklang mit der Sauerstoffzehrung am Boden. Methodische Fehler scheiden in dieser Größenordnung aus, zudem zeigt sich dieses Mißverhältnis bei jeder Untersuchung. Besonders charakteristisch sind die Verhältnisse vom 28. August 1953 in 49 m Tiefe. Aus der Sauerstoffzehrung kann man berechnen, daß etwa 52650 mg Frischgewicht an Plankton oxydiert worden sind. Bei dieser Mineralisation hätten aber mindestens 35 mg P freiwerden müssen, die aber in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Nehmen wir an — was aber nur teilweise zutreffen dürfte —, die Phosphate seien nicht erst am Grund, sondern schon vorher abgespalten, dann ist nicht zu verstehen, warum im Iznik-See Sauerstoffzehrung und Phosphatzunahme sich ergänzen. Da der Sapanca-See zu dieser Zeit stabil geschichtet ist, können die Phosphate während der Sommerstagnation keinesfalls wieder ins Epilimnion kommen und im Hypolimnion nicht assimiliert werden. Es ergeben sich hier spezielle Probleme, die über den Rahmen dieser allgemeinen Untersuchung hinausgehen. Bei einer speziellen Untersuchung muß erst geprüft werden: 1. Wird der Sauerstoff wirklich durch abgestorbenes Plankton gezehrt oder sind es andere P-freie organische Substanzen allochthoner Herkunft? 2. Kann der Sauerstoff auf andere Weise verbraucht werden? 3. Können die Phosphate gebunden und niedergeschlagen werden, z. B. an Fe $(OH)_3$ (EINSELE)? 4. Findet eine Speicherung der Phosphate durch Algen und Bakterien statt? Die Diskrepanz zwischen O_2-Zehrung und P-Mineralisierung ist übrigens nicht nur für den Sapanca-See charakteristisch, sondern offenbar auch für andere oligotrophe Gewässer. Wenn man die Untersuchungsdaten von ELSTER und EINSELE in dieser Hinsicht umrechnet, so müßte der Bodensee über Grund etwa 27500 mg/m² Frischgewicht an Plankton oxydieren und dementsprechend 18 mg P freigeben. In Wirklichkeit war dort zur Zeit, als ELSTER und EINSELE ihre Untersuchungen durchführten, auch kein P nachweisbar.

Wenn man diesem Problem weiter nachgehen will, muß man wahrscheinlich davon ausgehen, daß die Phosphate aus dem toten Plankton sehr schnell frei werden. Auch ist bekannt (GRIM), daß gerade alternde Diatomeen im Hypolimnion während des Ansinkens noch Phosphate speichern. Wie mir Dr. EINSELE mündlich mitteilte, sollen auch Bakterien und sonstige Einzeller in großen Mengen Phosphate speichern können. Nun hatte ich bereits vorweggenommen, daß im Sapanca-See zu jeder Jahreszeit ungewöhnlich viele Einzeller vorkommen. Es ist also sehr gut möglich, daß diese die freiwerdenden Phosphate an sich ziehen. Mit einer Bestimmung des Gesamtphosphats würde man dem Problem daher schon näherkommen.

Unabhängig davon bleibt aber die Frage offen, warum sich Iznik- und Sapanca-See, die sich in ihrer geologischen Struktur, ihrer Tiefe, in der Sauerstoffzehrung sehr gleichen, im Phosphathaushalt so stark unterscheiden. Es sieht so aus, als ob die Seen, in denen während der Vollzirkulation keine freien Phosphate nachweisbar sind, auch im Hypolimnion während der Stagnationszeiten keine Phosphate anreichern, selbst wenn die Sauerstoffzehrung sehr groß ist. Nur der oberhalb der Nachweisbarkeitsgrenze liegende Phosphatüberschuß des Epilimnions findet sich am Ende der Stagnationsperiode im Hypolimnion frei wieder.

Wenngleich also vielleicht größere Phosphatmengen durch Speicherung immobilisiert werden, so darf man aus dem Fehlen von freien Phosphaten nicht unbedingt auf eine Oligotrophie schließen. Die Sauerstoffzehrung gibt wahrscheinlich ein sicheres Bild über die wirkliche Produktion an organischer Substanz. Auch können die Gewässer offenbar mit einer weit geringeren P-Menge haushalten, als man auf Grund der freien Phosphate annehmen möchte (s. auch Nümann 1941).

Detritus, zahlreiche Einzeller, von denen bereits gesprochen wurde, erschweren die volumenometrische Bestimmung des größeren Planktons. Sie dürften vielfach 90% des gesamten Sediments ausmachen. Aber auch dann, wenn sie nach der Sedimentation miterfaßt werden, bleibt ein relativ geringes Volumen. Der Sapanca-See produziert also äußerst wenig Zooplankton. Zu beachten ist noch, daß eine weit größere Wassersäule durchsiebt wurde als in den flachen Seen. Beim Umrechnen auf 1 m^3 bliebe bei der Tiefe des Sees fast nichts mehr übrig. Gegenüber dem äußerlich sehr ähnlichen Iznik-See erweist sich der Sapanca-See durch seine geringe Produktion an größeren Planktern doch durchaus als oligotroph.

In qualitativer Hinsicht weicht das Zooplankton beachtlich von dem der übrigen Seen ab, besonders auch vom Iznik-See (Tabelle 2). Formen wie *Daphnia* und *Diaptomus*, die in den anderen Seen vorherrschten, wurden nicht angetroffen. Vielleicht kommen sie vor, auch wenn sie trotz viermaliger Untersuchung nicht gesehen wurden. Andererseits stoßen wir erstmalig auf *Heterocope* und sogar *Leptodora*, von denen erstere das ganze Jahr über die Hauptform bildet. Das Plankton ist also qualitativ ähnlich den Formen der größeren oligotrophen Voralpenseen (z. B. Bodensee).

Im Vergleich zu den übrigen Seen ist die Besiedlung mit Bodentieren mittel bis gut, wenngleich auch in dieser Hinsicht der Iznik-See und noch mehr die flachen eutrophen Gewässer dichter besiedelt sind. Ebenso wie im Iznik-See gibt es weit mehr Oligochäten als Chironomiden-Larven. Ja, im Frühjahr wurden in der Seemitte wie in Ufernähe nur Oligochäten gefunden. Die Besiedlung war auch in diesem See zur Mitte hin dichter als in der Nähe des Ufers.

Fische: Die geologische Entwicklung des Sees, die ehemalige Verbindung zur Marmara, der heutige Abfluß zum Schwarzen Meer (geringe Salinität), die frühere direkte, heute indirekte Verbindung zum Sarkarya-Fluß, der halb Anatolien durchfließt, bedingen wohl den Formenreichtum an Fischen. Besondere Arten weisen auch das Plankton auf, wie bereits gezeigt wurde. Risch führt auch besondere Mollusken an wie *Neretina fluviatilis*, *Lithoglyphus naticoides*, *Dreissensia polymorpha*, Formen, die sich über das brackige Wasser verbreiten können.

Die folgende Liste mit Fischen verdanke ich größtenteils den bisher noch unveröffentlichten Bestimmungen und Untersuchungen Prof. Kosswigs:

1. *Abramis brama*
2. *Alburnus alburnus*
3. *Alvonus brunner*
4. *Anguilla anguilla*
5. *Aspius aspius*
6. *Atherina mochon*

7. *Blicca bjoerkna*
8. *Carassius carassius*
9. *Caspialosa maeotica*
10. *Chalcalburnus chalcoides*
11. *Cobitis taenia*
12. *Cyprinus carpio*
13. *Esox lucius*
14. *Gobius gymnotrachilus*
15. *Gobius lacteus*
16. *Gobius melanostomus*
17. *Leuciscus cephalus*
18. *Leuciscus boristhenicus*
19. *Nemachilus angorae*
20. *Perca fluviatilis*
21. *Rhodeus sericeus*
22. *Rutilus rutilus*
23. *Salmo trutta labrax* (Zuflüsse)
24. *Scardinius erythrophtalmus*
25. *Silurus glanis*
26. *Syngnathus abaster*
27. *Varicorhinus* spec.
28. *Vimba vimba.*

Eine wirtschaftliche Bedeutung kommt wiederum nur dem Karpfen zu, obwohl der Sapanca-See alles andere ist als ein Karpfengewässer. Der Karpfen kann hier offenbar sehr alt und groß werden. Ich sah ein Exemplar von 83 cm Länge und 10 kg Gewicht. Es sollen sogar Karpfen mit 15 kg gefangen werden.

VIII. *Der Beysehir-See* (Trogitis der Alten)

Untersuchungsdaten: 21. April 1953; 21. August 1953; 10. November 1953; 4. Mai 1954.

Der Beysehir-See gehört zu den Gewässern, die LAHN zu der Seengruppe des westlichen Taurusgebietes zusammenfaßt, und von denen wir bereits den Aksehir- und Süleyman-See kennengelernt haben. Im Neogen standen alle diese Seen miteinander in Verbindung, d. h. die tektonische Senke von Aksehir, Konya (Süleyman) mit den weiter westlich gelegenen Seen von Beysehir, Egridir und sogar Burdur.

Obwohl nun seiner geologischen Entstehung nach dem Aksehir- und Süleyman-See gleich, ist der Beysehir-See doch in limnologischer Hinsicht so verschieden von diesen, daß ich ihn erst zusammen mit dem ihm sehr ähnlichen Egridir-See jetzt besprechen möchte.

Der Beysehir-See ist der drittgrößte See der Türkei und der größte Süßwassersee, wenn man die salzhaltigen Binnengewässer Tuz (Salz-) und Van-See von der Betrachtung ausschaltet. Er liegt 1116 m über dem Meeresspiegel; die Länge beträgt 45 km, die maximale Breite 25 km. Er hat eine fast viereckige Form und bedeckt eine Fläche von 600 km², ist also noch größer als der Bodensee. Beim Anblick der lange Zeit des Jahres mit Schnee bedeckten Berge, die sich im Hintergrund des Sees erheben, glaubt man sich an einen großen Alpensee versetzt. Die Fischer und Anlieger des Sees behaupten immer wieder, daß der See Tiefen von 18 bis 20 m aufweise. An manchen von den angegebenen Stellen, die ich kontrollieren konnte, fand ich maximal nur 6 m. Diese Tiefe wird bereits in geringer Entfernung vom Ufer erreicht, ohne daß sich dann noch ein weiteres Gefälle bemerkbar macht, wie ich von verschiedenen Ausgangspunkten aus feststellte. Ich glaube daher, daß die von ALGÖZ gefundene Tiefe von 10 m wirklich das Maximum darstellt und Tiefen von 20 m nicht existieren.

Ohne besondere größere Zuflüsse sammelt der See das gesamte Wasser der Höhenzüge, die ihn umgeben. Im Südwestwinkel soll sich ein unterirdischer Abfluß befinden, der den größten Teil des Wassers zum Mittelmeer abführt. Der Wasserüberschuß wird durch einen jetzt kanalisierten und mit einer Sperre versehenen Abfluß zur Bewässerung der Ebene von Konya abgeleitet.

Obwohl es am Ostufer starke Schilf- und Rohrbestände gibt, die teilweise in sumpfige Wiesen übergehen, ist der Pflanzenbestand doch relativ gering. Auch fehlt eine *Potamogeton*-Zone, die wahrscheinlich bei den oft heftigen Stürmen sich nicht halten kann. Ebenso ist der submerse Pflanzenbewuchs sehr spärlich.

Die einige hundert Meter breite Uferzone weist einen sandig-kiesigen und stark mit Muschelschalen durchsetzten Boden auf. Im übrigen besteht der Boden jedoch aus einem festen Schlick mit grauschwarzen und gelblichen Schichten.

Der Beysehir-See zeigt meistens eine graugrünliche Färbung. Fast immer ist aber das Wasser leicht milchig trüb durch anorganische Substanten, die bei Stürmen aufgewirbelt werden und noch tagelang suspendiert bleiben.

In manchen Jahren friert der See an der Oberfläche zu, so daß sogar Wagen auf dem Eis fahren können. Im strengen Winter 1953/54, von dem dieses Gebiet offenbar verschont blieb, bildete sich aber keine Eisdecke. Wegen der geringen Tiefe erfolgt die Erwärmung im Frühjahr trotz der hohen Lage über dem Meeresspiegel sehr rasch (Tabelle 9). Ja, die oberen Wasserschichten erwärmen sich hier schneller als die der tiefen Seen, die auf Meereshöhe liegen. Die Abkühlung im Herbst geht sicherlich nicht langsamer vonstatten. Daher dauert der Sommer wider Erwarten mindestens ebenso lange wie in Seen der Tiefebene. Im Sommer erreichen die Oberflächentemperaturen wegen der starken nächtlichen Ausstrahlung und der relativ geringen Wärmekapazität nie so hohe Werte wie die tieferen Seen der Tiefebene. Fast immer herrscht im See Homothermie, und nur im Frühjahr erwärmt sich die Oberfläche etwas schneller als die bodennahe Schicht. Im übrigen durchmischt jeder Sturm den See von der Oberfläche bis zum Boden.

Die temporäre Härte bzw. das SBV ist nicht besonders hoch im Gegensatz zu den abflußlosen eutrophen Seen des gleichen Systems (Aksehir-, Süleyman-See). Wegen der Durchmischungen kommt es natürlich nicht zu einer Härteschichtung. Zum Sommer hin nimmt die Härte wahrscheinlich durch Vermischung mit Schneewasser ab. Der pH-Wert (9,0) ist relativ hoch.

Infolge der ständigen Durchmischungen ist der See von der Oberfläche bis zum Grund stets mit Sauerstoff gesättigt (Tabelle 9). Übersättigungen fehlen, und ein schwaches Defizit zeigt sich nur im Sommer. Daher läßt sich die Produktion an organischer Substanz weder aus Übersättigungswerten noch aus der Sauerstoffzehrung am Boden berechnen.

Freie Phosphate sind nur im Frühling vorhanden (wahrscheinlich auch im Winter). Wenn es sich auch um geringe Mengen handelt, so können sie doch gut und sicher nachgewiesen werden. Im Sommer hingegen lassen sie sich nicht mehr bestimmen. Dadurch, daß die organismisch gebundenen Phosphate wegen der geringen Tiefe des Sees immer in der trophogenen Zone mineralisiert werden und wiederholt in derselben Periode am Aufbau von organischer Substanz beteiligt sein können, kann der See vielleicht zum Teil den Mangel an Phosphaten durch einen schnelleren und häufigeren Kreislauf derselben kompensieren. Die Größe der produzierten Menge an organischer Substanz ist daher an einem derartigen See — abgesehen von den generellen Schwierigkeiten — aus dem P-Haushalt unmöglich abzuleiten.

Die geringen Mengen an Plankton, die mit dem Netz gefangen werden, sprechen für eine geringe Produktion an organischer Substanz (Tabelle 9). Die Menge des Netzplanktons ist zwar kein absoluter Maßstab für die Produktion, doch erlaubt sie größenordnungsmäßig beim Vergleichen mit anderen Seen doch ein relatives Urteil besonders nach mehrmaliger Untersuchung. Nennenswerte Mengen Plankton wurden nur bei der Herbstuntersuchung gefunden. Die Menge, die sich allgemein unter 1 m^2 befindet, ist zwar nicht geringer als im Manyas-See und ähnlichen.

Da aber die durchsiebte Wassersäule im Beysehir-See viel höher und die Planktonkonzentration deswegen viel geringer ist, steht er den flachen Seen, fischereilich gesehen, bedeutend nach.

Während des ganzen Jahres herrscht im Plankton *Diaptomus* vor (*Eudiaptomus vulgaris* Schmeil). Nur im Frühjahr gibt es ebenso viele, wenn nicht noch mehr *Cyclops*. Mit Sicherheit lassen sich mindestens zwei Species unterscheiden. *Daphnia* und *Leptodora* treten in nicht sehr großen Mengen im Sommer und Herbst auf. Das Vorkommen von *Leptodora* dürfte wie im Sapanca-See ebenfalls den oligotrophen Charakter des Beysehir-Sees bestimmen.

Die Bodenfauna ist ärmer als in allen bisher besprochenen Seen. Allerdings sind die Mollusken (*Dreissensia*, *Neretina* und vereinzelt auch *Pisidium*), denen in diesem See stellenweise eine gewisse Bedeutung zukommt, und die hier die Hauptnahrung der Karpfen bilden, bei der quantitativen Untersuchung nicht miterfaßt. Im Herbst setzt sich die Fauna zu gleichen Teilen aus Chironomiden-Larven und Oligochäten zusammen; im Frühjahr gibt es mehr Oligochäten. Die Chironomiden gehören überwiegend zum *Tanytarsus*-Typ.

Fische: Bisher wurden folgende Arten festgestellt: *Cyprinus carpio*, *Chondrostoma regium*, *Alburnus akoli*, *Acanthorutilis anatolicus*, *Leuciscus lepidus*, *Varicorhinus pestai*. Raubfische fehlen im Beysehir-See völlig.

IX. *Der Egridir-See*

Untersuchungsdaten: 19. April 1953; 23. August 1953; 12. November 1953; 5. April 1954.

Der Egridir-See liegt, wie der Beysehir-See, in einer tektonischen Senke des Neogens. Über seine ehemalige Ausdehnung und Verbindung mit den anderen Seen des westlichen Taurus wurde im vorigen Abschnitt bereits gesprochen. Seine Höhe über dem Meeresspiegel beträgt 924 m; er hat eine Länge von 48 km und eine Breite von 16 km. Der See wird durch eine hantelförmige Einkerbung in zwei Abschnitte zerlegt, den eigentlichen Egridir-See und den Hoyren-See im Norden. Beide Teile zusammen bedecken eine Fläche von 500 km², von denen 330 km² auf den eigentlichen Egridir-Abschnitt kommen. Als Tiefen werden von Devedjian und manchen Anliegern 20 m angegeben. Trotz zahlreicher Messungen in verschiedenen Teilen des Sees fand ich maximal nur 11 m. Einige ältere Fischer geben an, nie Tiefen über 12 m gefunden zu haben. Trotzdem möchte ich die von Loewe nach systematischer Untersuchung gefundene Tiefe von 16,5 m für richtig halten. Vorwiegend besitzt der See aber nur eine Tiefe von rund 10 m.

Malerische Höhen umschließen diesen schönsten See der Türkei; zahlreiche kleinere Bäche ergießen sich von den Bergen in den See. Ein Abfluß — neuerdings mit einer Schleuse regulierbar — bringt das Wasser in den 15 km weiter unterhalb gelegenen Kovara-See. Von dort gelangt es in dem karstigen Gelände unterirdisch teilweise in das Mittelmeer. Bei starken Regenfällen steigt der See in kürzester Zeit mächtig an, so daß selbst bei offenen Schleusen die Stadt Egridir teilweise unter Wasser steht.

Die Uferzone des eigentlichen Egridir-Sees ist arm an Rohr und submersen Pflanzen; nur einige kleine Buchten im Nordostteil sind etwas bewachsen. Hingegen hat der Hyoran-Abschnitt größere flache Gebiete mit dichten Rohrbeständen. Der Boden ist an den flachen Stellen sandig-kiesig, stellenweise auch felsig; der größte Teil des Seebodens besteht jedoch aus einem gelblichgrauen Schlick. Das Wasser ist grünlich wie im Beysehir-See. Bisweilen geht die Färbung mehr ins Graue oder Blaue über. Von den benachbarten Bergen erscheint der See weit mehr

blau als vom Boot aus. Fast immer und besonders nach Stürmen ist das Wasser etwas milchig trüb.

Die Temperaturen bieten nichts Besonderes und verhalten sich wie im Beysehir-See (Tabelle 10). Obwohl der Egridir-See schon 200 m tiefer liegt, erwärmt er sich im Frühjahr langsamer. Wahrscheinlich hängt dieses mit seiner etwas größeren Wassertiefe zusammen. Aus dem gleichen Grunde kühlt er auch im Herbst etwas langsamer ab. Kleine Temperaturschichtungen kommen nur im Frühjahr bei der raschen Erwärmung der Oberfläche zustande. Diese ist aber ebensowenig wie im Beysehir-See stabil; daher herrscht im See während des Sommers von der Oberfläche bis zum Grund Homothermie. Die Erwärmung verläuft recht unterschiedlich in den einzelnen Abschnitten des Sees. Sehr rasch erfolgt sie im Hoyran-Teil. Im eigentlichen Egridir-Abschnitt betrug die Temperatur am 19. April 1953 nördlich der Insel 8° C an der Oberfläche, ganz im Süden zwischen den Iseln und dem Abfluß 10,4° C. Man hat den Eindruck, daß längere Zeit anhaltende Nordwinde das Oberflächenwasser des ganzen Sees in den Südabschnitt verfrachtet hatten.

Das Wasser des Sees ist nur um 1 DH° höher als im Beysehir-See, also auch nur mäßig bis mittel-hart. Eine leichte Härteschichtung, die der Temperaturschichtung entspricht, kommt im Frühjahr zustande. Wahrscheinlich ist diese weniger biogen bedingt als vielmehr auf die Ausbreitung kalkärmeren aber erwärmten Wassers der kleinen Zuflüsse zurückzuführen. Die Zunahme der Härte im Sommer könnte man auf Verdunstung und Sinken des Wasserspiegels zurückführen. Man muß jedoch beachten, daß im Beysehir-See zur gleichen Zeit die Härte abnahm. — Der pH-Wert ist relativ hoch (8,9), wenn auch niedriger als im Beysehir-See.

Bis auf ein kleines Defizit, das sich besonders im Sommer zeigt, ist der See nahezu immer mit Sauerstoff gesättigt (Tabelle 10). Im übrigen bietet der Sauerstoffhaushalt nichts Besonderes oder besser, er erlaubt wegen der ständigen Sauerstoffaufnahme aus der Luft keine besonderen Schlußfolgerungen.

Während im Beysehir-See wenigstens im Frühjahr noch geringe Mengen freier Phosphate mit Sicherheit nachweisbar waren, fehlten diese im Egridir-See zu jeder Zeit oder waren zumindest nicht nachweisbar. Der See ist also in dieser Hinsicht durchaus oligotroph.

Die absolute Menge an Plankton, die sich unter 1 m² befindet, ist als gut zu bezeichnen; es wird also mehr Plankton als im Beysehir-See produziert. Jedoch ist die filtrierte Wassersäule größer als im Beysehir-See und den übrigen flachen Gewässern. Da man aber annehmen darf, daß das Plankton in tieferen Gewässern auch nur in bestimmten Schichten dichter steht, so kann der Egridir-See vielleicht wirklich etwas planktonreicher sein, d. h. größere Konzentrationen aufweisen als der Beysehir-See.

Unter den Planktern überwiegt noch mehr als im Beysehir-See während des ganzen Jahres *Diaptomus* (*Eudiaptomus vulgaris*) (Tabelle 2). *Cyclops* kommt noch im Frühjahr eine gewisse Bedeutung zu wie im Beysehir-See. Bezeichnend ist auch das Vorkommen von *Leptodora*. *Daphnia* spielt eine ganz untergeordnete Rolle und wird teilweise ersetzt durch *Diaphanosoma*.

Die Bodenfauna ist arm wie im Beysehir-See. Beide Seen sind im Frühjahr dichter besiedelt als im Herbst. Bei der Untersuchung im Herbst fand ich, abgesehen von Mollusken, nur Oligochäten; im Frühjahr gab es auch noch einzelne Chironomiden-Larven vom *Tanytarsus*-Typ.

Fische: Vor kurzem veröffentlichte Kosswig eine Liste der im Egridir-See lebenden Fische: *Cyprinus carpio*, *Cobitis taenia*, *Schizothorax prophylax*, *Vari-*

corhinus pestai, *Vimba vimba*, *Acanthorutilus handlirschi*, *Nemachilus angorae*, *Thylognathus klatei*, *Aphanius chanteri*, *Pararhodeus kenillei*. Raubfische fehlen gänzlich wie im Beysehir-See. Im November 1955 wurden von uns 10000 Zander (*Lucioperca sandra*) von 10 bis 15 cm Länge eingesetzt.

X. *Der Burdur-See*

Untersuchungsdaten 26. August 1953; 12. November 1953; 7. April 1954.

Der Burdur-See liegt von allen untersuchten Seen der Taurusregion am weitesten nach Westen. Geologisch ähnelt er dem Beysehir- und Egridir-See, er unterscheidet sich aber limnologisch von diesen. Sein Haushalt wird bestimmt durch hohe Salzkonzentrationen, eine hohe Alkalinität und relativ viele Nährstoffe. Will man im Sinne NAUMANNS den Beysehir- und Egridir-See als harmonisch-oligotroph bezeichnen, so müßte man den Burdur-See mehr zu den alkali-oligotrophen Gewässern zählen.

Obwohl der Burdur-See, wie bereits erwähnt, geologisch die gleiche Entwicklung wie alle Seen in der westlichen Taurusregion hinter sich hat, so unterscheidet er sich doch durch seinen wasserundurchlässigen Untergrund vom Beysehir- und Egridir-See. Er liegt 845 m über dem Meeresspiegel, also weniger als die anderen Seen des Gebietes. Da der Wasserspiegel im Sommer sinkt, ist die Größe der Oberfläche auch großen Schwankungen unterlegen. Nach LAHN hat der See eine Länge von 32 km und eine maximale Breite von 8 km; seine Fläche beträgt im Winter ungefähr 180 km². Während des Sommers trocknen die Randgebiete im flachen östlichen Seeteil aus, und ein feiner weißer Hauch von Salzen setzt sich ab. Stürme wirbeln bisweilen den Salzstaub auf, so daß über dem Gebiet dann eine Art Nebelwolke liegt.

Außer mehreren kleinen Bächen besitzt der Burdur-See im Südwesten einen größeren Zufluß. Ein oberirdischer Abfluß existiert nicht, und der nicht karstige Untergrund erlaubt auch keinen unterirdischen Abfluß. Daher ist der Burdur-See tiefer als die übrigen Seen des Taurusgebietes und hält die Tiefe inne, bei der Zufluß und Verdunstung sich mehr oder weniger die Waage halten. LAHN gibt keine Wassertiefen an, und der von DEVEDJIAN angegebene Wert von 9 m ist aus der Luft gegriffen. Maximal stellten wir mit dem Bodengreifer eine Tiefe von 36 m vor der Zuckerfabrik von Burdur etwa 1,5 km vom Ufer fest, und KOSSWIG kam mit einem Stein und Seil neuerdings auf rund 50 m.

Rohr und sonstiger Uferbewuchs fehlen fast völlig; nur etwas Zinnkraut wächst an den zeitweilig unter Wasser stehenden Stellen. Die submerse Pflanzenwelt ist ebenfalls sehr arm, nur einige Büschel von fädigen Grünalgen findet man an den Steinen in der Nähe des Ufers. Der Boden besteht aus einem grauen festen Schlick, der in der Nähe des Ufers mit Sand vermischt ist. Der See ist meistens tiefblau. Nur die flachen Stellen — nach Stürmen auch weitere Randgebiete — erscheinen durch den sandigen Untergrund bzw. durch Vermischung mit Sand grünlich.

Das Epilimnion erwärmt sich im Burdur-See schneller als im Iznik- und Sapanca-See (Tabelle 11). Die Erwärmung erfolgt also trotz größerer Tiefe ebenso wie im Egridir- und Beysehir-See. Die Temperaturen erreichen im Sommer wegen starker nächtlicher Ausstrahlung ebenfalls nicht so hohe Werte wie in den tieferen Seen des Marmaragebietes. Von allen Seen bewahrt der Burdur-See am längsten die Wärme im Herbst. Vergleichsweise sei angeführt: Am 13. November hatte der Burdur-Seen noch 15,5° C, während der Manyas-See schon auf 7° C abgekühlt war. Auch in den anderen tieferen Seen waren die Temperaturen schon vorher auf 13° C gesunken. Eine Temperatursprungschicht hatte sich bereits Anfang

Mai zwischen 5 und 10 m Tiefe mit einer Differenz von 5° C gebildet, Ende August lag diese mit 10° C Differenz zwischen 10 und 15 m.

Der SBV-Wert von rund 28 kann unmöglich durch Carbonate und Bicarbonate des Calciums bedingt sein, da unter natürlichen Bedingungen eine entsprechende Gleichgewichtskohlensäure bei weitem nicht in Lösung bleibt. Außerdem spielt der hohe pH-Wert von 9,1 gegen die Anwesenheit der erforderlichen Mengen an freier Kohlensäure. Da wir zunächst an größere Sodamengen glaubten, wurde eine Probe, die für 100 cm^3 25,4 cm^3 n/10 HCl verbrauchte, auf das Vierfache eingedampft. Die sofort heiß filtrierte Probe verbrauchte, wieder auf 100 cm^3 aufgefüllt, nur 0,8 cm^3 n/10 HCl. Carbonate und Laugen der Alkalien liegen also nicht vor, und das hohe SBV kann daher im wesentlichen nur durch Carbonate und Bicarbonate des Magnesiums hervorgerufen sein, die in unserem Experiment nach dem Kochen und Einengen ausfielen.

Nach den Untersuchungen von Tasman enthält 1 l Burdur-Wasser 6,9 g Na, 0,6 g Ca, 0,6 g Mg, 7,3 g SO_4 und 5,3 g Cl. In zwei aufeinanderfolgenden Untersuchungen fand ich jedesmal 4,2 g Cl. Unser Kollege Acara fand 7,452 g Na, 0,862 g Ca, 0,299 g Mg, 0,009 g Al, 0,0017 g Fe, 8,064 g SO_4, 4,03 g Cl, 0,836 g HCO_3, 0,035 g Si und einen Rückstand von 20,174 g.

Das an sich schon komplizierte Kohlensäure-Kalk-System wird durch weitere Lösungsgenossen noch schwieriger, von denen diejenigen, die keine gleichartigen Ionen bilden, die Löslichkeit erhöhen (Pia). Zu erwähnen ist aber, daß in einem ganz in der Nähe liegenden See (Salda-See) bei gleichem SBV nur Ca und Mg als Carbonate und Bicarbonate gefunden werden. Durch die vorliegenden Untersuchungsergebnisse angeregt, analysierte Herr Kurt Kosswig jun. die weißen Ablagerungen des Salda-Sees und stellte vorwiegend Carbonate des Magnesiums fest. Es ist daher fast sicher, daß die hohe Alkalinität des Burdur- und Salda-Sees durch die leichter löslichen Bicarbonate des Magnesiums bedingt ist, sofern man bei dem Ionengemisch davon sprechen kann.

Während des ganzen Jahres bleibt das SBV in der Tiefe fast konstant. In den oberen Schichten vollziehen sich jedoch relativ starke Veränderungen. Im Frühjahr ist das SBV an der Oberfläche am geringsten, es steigt dann zum Sommer hin an, ohne jedoch die Konzentrationen der Tiefe zu erreichen, und im Herbst ist es am höchsten, höher sogar als in der Tiefe (Tabelle 11). Die Abnahme im Frühjahr könnte biogen sein. Möglicherweise wird das Wasser an der Oberfläche aber nur im Frühjahr durch die Zuflüsse verdünnt. Daß bei stabiler Schichtung und starker Verdunstung im Sommer die meisten Elektrolyte in den oberen Schichten konzentriert werden und eine inverse Schichtung entsteht, ist durchaus verständlich, da die oberen Wasserschichten infolge der höheren Temperatur an sich spezifisch leichter sind. Eine entsprechende Salinitätsschichtung zeigen die tropischen Meere.

Der Sauerstoffhaushalt ist aus zwei Gründen bemerkenswert (Tabelle 11). 1. Ist der Sauerstoffgehalt absolut und relativ während des ganzen Jahres in jeder Schicht gering. Obwohl die Temperatur, die Höhe über dem Meeresspiegel und die Salinität bei der Berechnung berücksichtigt wurde, betrug die maximale Sättigung an der Oberfläche nur 84 %. 2. Sind gerade im Frühjahr die Sauerstoffkonzentrationen an der Oberfläche am niedrigsten.

Merkwürdigerweise nimmt das Wasser selbst an der Oberfläche nie die theoretisch zur Sättigung notwendige Sauerstoffgemenge auf. Für dieses Verhalten gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. 1. Erlauben die Art und Menge der vorhandenen Elektrolyte eine geringere Sauerstoffaufnahme, als sich aus den Tabellen

für die Meeressalinität ergibt. 2. Gibt es im Wasser Verbindungen, die den Analysengang an irgendeiner Stelle, sei es im alkalischen Bereich bei der Fixierung, sei es im sauren bei der Titrierung, stören. Da im benachbarten Salda-See die theoretisch erwartete Sauerstoffsättigung bei gleich hohem SBV trotz Fehlens von NaCl und SO_4 auch nie erreicht wird, dürften die Elektrotyte im Burdur-See, die zudem äquivalent mäßig berücksichtigt wurden, nicht die geringe Sauerstofflöslichkeit bedingen.

Weitere jahreszeitliche Veränderungen sind die Sauerstoffabnahme über Grund auf nur 54 % Sättigung im Sommer und 25 % im Herbst. Diese ist sicherlich auf Zehrung durch organische Substanzen zurückzuführen. Ganz ungewöhnlich ist jedoch die schon erwähnte Feststellung, daß das Oberflächenwasser sogar im Frühling nur zu 51 % mit Sauerstoff gesättigt war. Wahrscheinlich gelangte bei der Vollzirkulation, die erst im März oder jedenfalls sehr spät stattfand, sauerstoffarmes Wasser an die Oberfläche. Wahrscheinlich bleiben aber auch allochthone organische Substanzen und Verbindungen der Zuflüsse, die tatsächlich die oberen Schichten im Frühjahr verdünnen wegen des geringen spezifischen Gewichtes an der Oberfläche und zehren den Sauerstoff. Im benachbarten Salda-See liegen die Sauerstoffverhältnisse ähnlich. Es sei noch erwähnt, daß die Umgebung beider Seen reich ist an den verschiedensten Mineralien und Salzen (Chrom usw.).

Da der Sauerstoffhaushalt in einigen Punkten unklar ist, läßt sich aus dem Sauerstoffverbrauch die Produktion an organischer Substanz nicht berechnen.

Die relativ hohen Konzentrationen an freien Phosphaten zeigen, daß der Burdur-See gewisse Voraussetzungen zur Eutrophie besitzt. Allerdings erkennt man an den geringen Unterschieden zwischen den Schichten und den geringen Veränderungen im Laufe des Jahres sofort, daß effektiv doch kein großer Umsatz stattfindet. Immerhin sind die P-Mengen am größten, wenn viel Sauerstoff gezehrt wird, und umgekehrt. Die höheren P-Konzentrationen an der Oberfläche im Frühjahr sprechen ebenso wie das Sauerstoffdefizit für eine vorausgegangene Durchmischung.

Plankton gibt es sehr viel im Burdir-See. Im Frühjahr 1954 hatte nur noch der Marmara-See größere Mengen. Die relativ großen Mengen ergeben sich aber nicht nur wegen der größeren durchsiebten Wassersäule. Stufenfänge zeigten, daß das Plankton nur in bestimmten Schichten konzentriert ist. So wurde das Maximum zwischen 20 und 30 m Tiefe oder über Grund gefunden. Offenbar weichen die Plankter der sehr starken Einstrahlung in dem sehr transparenten See aus. Die Proben waren im Sommer ärmer an Plankton, doch mag dieses teilweise damit zusammenhängen, daß die Untersuchungen an einer Stelle mit geringerer Wassertiefe durchgeführt wurden.

An Zooplanktern gibt es während des ganzen Jahres nur eine Form: *Arctodiaptomus burduricus*, von KIEFER 1939 für den Burdur-See neu und erstmalig beschrieben. Es ist nicht weiter erstaunlich, daß sich bei der ungewöhnlichen Konstitution und starken Isolierung des Sees nur e i n e Form durchsetzen konnte; vielleicht ist es viel bemerkenswerter, daß bei einem Salzgehalt und einer Salzzusammensetzung, die weder dem Meer noch den Brack- oder Binnengewässern entspricht, sich überhaupt eine Form hat adaptieren können. Die isolierte Massenkultur einer einzigen Spezies gibt daher Anreiz zum Studium verschiedener Fragen. Erwähnt sei noch, daß der Burdur-See — auch nach DEVEDJIAN — angeblich wegen Vorkommens von Arsen und H_2S abiotisch sein soll. Daß dem nicht so ist, beweisen unsere chemisch-biologischen Untersuchungen.

Außerordentlich schlecht ist es um die Bodenfauna bestellt. In keinem anderen türkischen See gibt es so wenige Bodenorganismen wie im Burdur-See. Während in den meisten Seen eine gewisse quantitative Beziehung zwischen Plankton und Bodenfauna besteht, trifft diese für den Burdur-See nicht zu. Das mag einerseits daran liegen, daß bei dem höheren spezifischen Gewicht des Burdur-See-Wassers weniger organische Substanz bis auf den Seeboden gelangt, zumindest diese aber länger in der Schwebe bleibt und vorher mineralisiert wird. Daher finden die Bodenorganismen zu wenig Nahrung. Offenbar resistieren aber auch die meisten Organismen, vor allem auch die Oligochäten, nicht den ungewöhnlichen Salzverhältnissen. Nur wenige Chironomiden-Larven vom *Chironomus*-Typ ertragen diese offensichtlich mit Mühe (Thienemann bestimmte an eingesandten Proben *Chironomus halophilus*).

Im Burdur-See gibt es nur einen kleinen Fisch in großen Mengen, der sich den ungewöhnlichen Bedingungen hat anpassen können. Es ist dieses ein Zahnkarpfen, der dem *Anatolichthys* sehr nahesteht und zu dessen zahlreichen Bastardvarianten gehört. Da die Gruppe noch nicht völlig durchanalysiert ist (Kosswig, Akseray), kann auch kein Speziesname angegeben werden. Fischereilich kommt dem See keine Bedeutung zu.

XI. *Der Hotamis-See*

Untersuchungsdaten: 17. April 1953; 19. August 1953; 7. November 1953; 1. Mai 1954.

Dieser flache See liegt in der Hochebene von Konya ungefähr 4 km vom Süleyman-See. Seiner geologischen Entstehung und Entwicklung nach unterscheidet er sich nicht vom Aksehir- und Süleyman-See. Auf den ersten Blick scheint er diesen auch limnologisch ähnlich zu sein, doch weicht er bei genauer Untersuchung von diesen aus nicht völlig bekannten Gründen ab. Daher wurde er auch nicht zusammen mit den Seen der Hochebene besprochen. Bei der ersten Untersuchung war das Wasser etwas bräunlich, so daß ich eine Dystrophie vermutete. Diese widerspricht jedoch dem hohen pH-Wert des Wassers.

Der Hotamis-See liegt ungefähr 975 m über dem Meeresspiegel. Als Oberfläche wird von Devedjian 50 km² angegeben. Nach der planimetrischen Ausmessung der Karte komme ich auf 75 km². Eine genaue Angabe der Fläche wird kaum möglich sein, da der See im Winter möglicherweise doppelt so groß ist wie im Sommer. Im Grunde handelt es sich um ein großes Sumpfsystem mit mehreren kleinen offenen Wasserstellen, die nur im Winter eine einheitliche Fläche bilden. Die tiefste Stelle im See beträgt 3 m. Der See bekommt heute durch Kanäle Wasser aus dem Beysehir-See. Sonst gibt es keine größeren Zuflüsse. Jedoch entspringen am Südwestende des Sees unter einer steilen, aber nicht hohen Felswand unter der Wasserfläche größere typische Karstquellen. Einen Abfluß besitzt der See nicht. Es ist daher merkwürdig, daß der flache See nicht brackig wird bei der enormen Verdunstungsfläche; dieses ist um so bemerkenswerter, als der kleine Süleyman-See, der nur 4 km entfernt liegt, leicht mit Salzen angereichert wird. Zwangsläufig muß mit unterirdischen Abflüssen gerechnet werden. Doch ist zu beachten, daß der See ungefähr an der tiefsten Stelle der Hochebene liegt und ringsum von Urgestein umgeben ist. Ein unterirdischer Abfluß bis zum Meer oder in Richtung des Meeres ist deswegen auch schwer vorstellbar.

Der Hotamis-See ist völlig mit Rohr verwachsen; offene Stellen sind selten. An den freien Wasserflächen bildet sich ein dichter Rasen aus *Chara*. Der Boden ist meistens sandig und mit zerbrochenen Molluskenschalen durchsetzt.

Die Färbung des Sees schwankt zwischen grün und braun. Das Wasser ist immer transparent.

Vor Besprechung der einzelnen Untersuchungsergebnisse muß noch erwähnt werden, daß die Proben bei der ersten Untersuchung (17. April 1953) an anderer Stelle entnommen wurden als bei den folgenden Untersuchungen.

Die Temperaturen bieten nichts Besonderes, wie auch der Wärmehaushalt dem der meisten flachen Seen gleicht (Tabelle 12). Enorm schnell paßt sich das Wasser den Lufttemperaturen an. Daher ist die Temperatur im Frühjahr, zumal kein Schneewasser die Erwärmung wie im Aksehir-See verzögert, außerordentlich hoch.

Für einen abflußlosen See ist die Härte gering. Immerhin ist das Wasser härter als im Beysehir-See, obwohl es teilweise von dort kommt. Besonders jahreszeitliche Veränderungen lassen sich nicht erkennen, und die höheren Werte bei der ersten Untersuchung zeigen wahrscheinlich nur an, daß das Wasser in den einzelnen Teilen des Sees nicht von der gleichen Beschaffenheit ist.

Ungewöhnlich sind die Sauerstoffverhältnisse. Bei allen Untersuchungen mit Ausnahme der ersten, die nicht an derselben Stelle stattfand, war das Wasser stark mit Sauerstoff übersättigt. Es ist zwar immer reichlich Phytoplankton vorhanden, wie die Wasserfärbung andeutet und die sedimentierten Planktonproben zeigen; doch kommt es wiederum nicht in solchen Mengen vor, daß sie derartige Übersättigungen hervorrufen könnten. Indessen ist es nicht schwer, die Quelle für die großen Sauerstoffmengen zu finden. Der Boden ist, wie gesagt, sehr dicht mit Characeen und *Myriophyllum* bewachsen, und die Wasserproben wurden zum Teil zwischen den Pflanzen entnommen. Eine starke Assimilationstätigkeit wurde auch gerade im Frühjahr 1954 durch einen hohen pH-Wert (9,2, den höchsten, den ich jemals fand) angezeigt. Da nach den Aussagen der Fischer erst einige Tage zuvor die Erwärmung sehr rasch bei ruhigem Wetter erfolgte, ist zu verstehen, daß bei starker Assimilation sich die Sauerstoffevasion verzögerte. — Starke Sauerstoffübersättigungen sind in der Literatur bekannt. MINDER fand im Zürich-See gelegentlich 150%. EINSELE konstatierte nach der Phosphatdüngung im Schlein-See eine Sauerstoffübersättigung von 205% und RUTTNER in Seen von Java noch höhere Werte. Daher besteht kein Zweifel, daß die maximal im Hotamis-See festgestellte Übersättigung von 189% durch die starke Assimilation der submersen Pflanzen bei starker Erwärmung des Wassers verursacht wird. Technische Irrtümer sind wegen der wiederholten Feststellung ausgeschlossen. Auch wurden die Proben gewöhnlich vom Hotamis- und Süleyman-See am gleichen Tage mit den gleichen Reagenzien fixiert und zusammen analysiert; hierbei zeigten die Süleyman-Proben gewöhnlich sogar ein Defizit an Sauerstoff.

Phosphate konnten nie mit Sicherheit nachgewiesen werden, obwohl manchmal vielleicht Spuren vorhanden waren. Der Hotamis-See ist also der einzige flache See ohne nachweisbare Mengen von Phosphat. Phosphatmangel braucht nicht immer eine starke Oligotrophie anzudeuten; aus der starken Sauerstoffübersättigung müßten wir sogar eine gewaltige Produktion an organischer Substanz ableiten.

Indessen zeigen die Planktonuntersuchungen, daß von der gesamten produzierten Menge an organischer Substanz nur sehr wenig in Zooplankton überführt wird. Kein See ist so arm an Zooplankton wie der Hotamis-See. Es muß daher wiederum angenommen werden, daß an der Assimilation, Sauerstoffbildung, Phosphatzehrung nicht das Phytoplankton, sondern die vielen submersen Pflanzen im wesentlichen beteiligt sind. An Zooplankton wurden das ganze Jahr über nur

einzelne *Diaptomus* und im Sommer einige *Diaphanosoma* gefunden. Mit der Bodenfauna, die ja fast immer ein Abbild der Planktonproduktion ist, verhält es sich sehr ähnlich. Bei der Untersuchung im Herbst wurden in dem sandigen Boden überhaupt keine Organismen gefunden, und die im Frühjahr entnommene Probe war auch sehr arm. Stellenweise ist der Boden jedoch reich an Muscheln und vor allen Dingen an Schnecken- und Schneckenschalen, die von den Pflanzen gefallen sind. Der größte Teil der tierischen Organismen dürfte weder im Plankton noch in den eigentlichen Bodentieren zu suchen sein, sondern an den Pflanzen. Welche Mengen hier produziert werden, läßt sich schwer einwandfrei feststellen.

Eine wirtschaftliche Bedeutung kommt nur dem Karpfen zu, der auch wohl relativ noch am besten für diesen See geeignet ist. Es sollen Exemplare von 15 kg gefangen werden. Der größte Fisch, den ich selbst im Laufe der viermaligen Untersuchung sah, hatte allerdings nur eine Länge von 42 cm. Es ist bei den geringen Mengen an Nahrung nicht weiter erstaunlich, daß die Karpfen im Hotamis-See sehr langsam wachsen.

Raubfische gibt es in diesem See nicht. Wegen der starken Verkrautung des Sees war es mir nicht möglich, die sonst noch vorkommenden kleineren Fische zu fangen und zu untersuchen. Es scheinen aber noch eine Reihe von den Fischen vorzukommen, die aus dem Beysehir-See stammen.

D. ZUSAMMENFASSUNG

Im Frühjahr 1953 und 1954 sowie im Sommer und Herbst 1953 wurden 11 anatolische Seen zoologisch-limnologisch und fischereilich untersucht. Außer den allgemeinen Merkmalen gelangten Tiefe, Temperaturen, Sauerstoff, Säurebindungsvermögen, anorganische Phosphate, Plankton, Bodenfauna und Fische vorwiegend quantitativ zur Untersuchung.

Die speziellen Ergebnisse sind in Tabellen, der kürzesten Form der Fassung, wiedergegeben.

Der Aksehir-, Marmara- und Süleyman-See sind flache eutrophe Gewässer, Apolyont- und Manyas-See bleiben trotz einiger eutropher Merkmale wegen der ständigen tonigen Trübungen im Effekt oligotroph oder besser argillotroph. Der tiefere Iznik-See ist mesoeutroph. Der Sapanca-See muß trotz starker Sauerstoffzehrung über Grund als oligotroph bezeichnet werden. Beysehir- und Egridir-See sind ausgesprochen harmonisch oligotrophe Seen, praktisch gilt das auch für den völlig verkrauteten Hotamis-See. Der Burdur-See ist ein Salzsee mit hoher Alkalinität, der manche eutrophen Züge zeigt. Nur wenige Organismen können sich den Bedingungen dieses Sees anpassen.

Die meisten Seen sind flach und nicht nennenswert geschichtet. Nur die tieferen Iznik-, Sapanca- und Burdur-Seen haben eine ungewöhnlich starke Sprungschicht. Die flachen Seen der Hoch- und Tiefebene unterscheiden sich temperaturmäßig sehr wenig; nur ist die Erwärmung und Abkühlung bei den hochgelegenen Seen etwas verzögert. Die meisten Seen frieren nicht zu (nur Aksehir immer, Beysehir in manchen Jahren). Andererseits sind die Höchsttemperaturen wegen der starken nächtlichen Ausstrahlung im Sommer relativ niedrig. Die tieferen Seen erwärmen sich langsamer, nehmen mehr Wärme auf und kühlen sich viel später ab. Ihre tiefsten Temperaturen sind $+(5 \text{ bis } 6)^\circ$ C.

Allgemein ist das SBV der abflußlosen Seen höher und der Nährstoffgehalt reichlicher. Aber auch das Wasser im Marmara- und Iznik-See ist trotz der Abflüsse sehr hart. Ungewöhnlich hoch ist das SBV im Süleyman-See und Burdur-

See (bis 27 cm³ n/10 HCl für 100 cm³ Probe). Da nach Kochen und Filtrieren fast kein SBV mehr vorhanden ist, kann es sich nicht um eine primäre Alkalinität handeln. Andererseits können Kalk- und Kohlensäure nicht in diesen Mengen gelöst sein, daher ist das hohe SBV vorwiegend auf das Vorhandensein von Mg zurückzuführen. Die Bedeutung der biogenen Entkalkung kann bei den ständigen Zirkulationen der flachen Seen nicht erkannt werden.

Alle flachen Seen sind stets gut durchlüftet wegen der ständigen Zirkulationen, trotzdem erkennt man eine Sauerstoffzehrung. In den tieferen Seen sinkt die Sättigung selbst im oligotrophen Sapanca-See bis auf 27 %. Die Sauerstoffsprungschicht deckt sich nicht immer mit der Temperatursprungschicht. Im salzreichen Burdur-See liegt die Sauerstoffsättigung trotz Berücksichtigung des Salzgehaltes und der Höhe über dem Meer nie höher als 80 %; auch nicht an der Oberfläche. Es konnte nicht festgestellt werden, ob irgendwelche Substanzen im Seewasser den Analysengang stören oder die Mengen verschiedenster Elektrolyte eventuell auch CO_2 keine höhere Sättigung zulassen. Eine tatsächliche Untersättigung kann nicht vorliegen, da selbst die Oberfläche nie gesättigt ist.

Ohne nachweisbare Mengen an freien Phosphaten sind Beysehir-, Egridir-, Sapanca- und Hotamis-See; die übrigen haben bis zu 64 mg/m³ P (Marmara). Der Phosphatumsatz kann nur im Iznik-See verfolgt werden. Alle übrigen Seen sind zu flach für derartige Untersuchungen. Obwohl im Sapanca-See entsprechend der Sauerstoffzehrung 35 mg/m³ P am Boden hätten freiwerden müssen, ließen sich auch nicht Spuren nachweisen. Entweder speichern Bakterien und sonstige Einzeller, an denen dieser See reich ist, die mineralisierten Phosphate, oder es sind keine Phosphate vorhanden, und die Sauerstoffzehrung ist auf allochthone Substanzen zurückzuführen, die ihre Phosphate schon abgegeben haben.

Die Seen mit großen P-Mengen haben auch das meiste Plankton mit Ausnahme von Manyas- und Apolyont-See, die unter den ständigen Trübungen leiden. Große Daphnien (wahrscheinlich *D. magna*) charakterisieren die drei eutrophen Seen. Sonst dominieren überall verschiedene Arten von *Diaptomns*.

Untersuchungen über die Bodenfauna fanden nur im Herbst und Frühjahr statt. Es wurde festgestellt, daß alle Seen im Frühjahr zwei- bis dreimal so dicht besiedelt sind wie im Herbst. Durchschnittlich befinden sich in allen Seen unter 1 m² 1,3 bis 1,8mal so viel Plankton (cm³) wie Bodentiere (g). Die planktonreichsten Seen besitzen also auch die reichste Bodenfauna. Nur bei dem salzreichen Burdur-See trifft das nicht zu. Die nordanatolischen Seen haben mehr Oligochäten als Chironomiden-Larven.

Literatur

Aksiray, F., 1952: Genetical contribution to the systematical relationship of Anatolian Cyprident fishes. Hidrob. Arastirma Yayinlaridan Bd. **1**, H. 1.

Akgöz, C. A., 1944: Türkiye Karst olayari hakkinda bir araştirma. (Une étude sur les phénomènes carstiques en Turquie.) Türk. Cografya kurumu Yayinlari **I**. Ankara.

Dêvedjian, K., 1926: Pêche et pêcherie en Turquie. Konstantinopel.

Dussart, B., 1949: Technique du dosage de l'oxygène dissous dans l'eau basée sur la méthode de Winckler. Circulaires du Centre de recherches et d'études océanographiques **I** T. no. 1.

Einsele, W., 1936: Über die Beziehungen des Eisenkreislaufes zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. Arch. f. Hydrobiologie **29**.

— 1941: Die Umsetzung von zugeführtem, anorganischem Phosphat im eutrophen See und ihre Rückwirkungen auf seinen Gesamthaushalt. Zschr. f. Fischerei **39**.

— 1943: Das Wachstum der Coregonen im Voralpengebiet, insbesondere über das Verhältnis von Schuppen- und Längenwachstum. Zschr. f. Fischerei **41**.

Elster, H. J., u. Einsele, W., 1937: Beiträge zur Hydrographie des Bodensees. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie **35**.
Erinç, S., 1949: Sabanca Gölünün Derinlik Haritasi ve Morfometresi T. C. D. Yil. VI—VII. Sayi XI—XII. Ankara.
Geldiay, R., 1949: Çubuk Barayi ve Emir Gölünün Makro ve Mikro faunasinin Mukayiseli incelenmesi. Ankara Fen. Fakültesi Mecmusi **2**.
Grim, J., 1951: Ein Vergleich der Produktionsleistung des Bodensee-Untersees, des Obersees und des Schleinsees. Abhandl. aus der Fischerei, Lieferung **4**.
Harta genel Müdürlügü 1946—1948.
Kalle, K., 1948: Zur Frage der Produktionsleistung des Meeres. Deutsche Hydrogr. Zschr. **I**.
Kiefer, F., 1952: Türkiye içsularinda serbest yaşiyan Kopepotlar hakkinda 1. Calanoida. Freilebende Ruderfußkrebse aus türkischen Binnengewässern. Hidrobiologie araştirma Enstütüsü Yayinlarindan **I**, H. 2.
Kosswig, C., 1952: Türkiye tatlisu baliklarinin Zoografyasi. Die Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische. Hidr. Arşt. Enst. Yayinlarindan **I**, H. 2.
— 1954: Beitrag zur Zoogeographie der Seen im Marmaragebiet. Hidr. Araşt. Enst. **I**, H. 3.
— ve Geldiay, R., 1952: Egridir Gölü ve Baliklari. Balik ve balikçelik **I**, H. 3.
— 1953: Manyas Gölü ve Baliklari (Apolyont gölü hakkinda bazi notlar). Balik ve balikçelik **I**, H. 8.
Lahn, E., 1948: Türkiye Göllerin Jeolojisi. Contribution â l'étude géologique et géomorphomolique des lacs de la Turquie. Madentetkik ve arama Enstitüsü Yayinlarindan Ser. B, No. **12**.
Loewe, F., 1945: Beobachtungen während einer Durchquerung Zentralanatoliens im Jahre 1927. Geogr. Ann. Stockholm.
Minder, L., 1934: Die Sauerstoffverhältnisse im Zürichsee im Wandel der letzten Jahrzehnte. Vierteljahresschrift d. Schw. Nat. Forsch. Ges. **79**.
Nauman, E., 1932: Grundzüge der regionalen Limnologie. Die Binnengewässer **11**.
Nümann, W., 1941: Der Nährstoffhaushalt in der nordöstlichen Adria. Thalassia **V**.
— 1949: Kolorimetrische Methoden zur quantitativen Bestimmung von Silikat und organisch wie anorganisch gebundenem Phosphor und Stickstoff im Meerwasser unter Benutzung des Pulfrich-Photometers. Deutsche Hydrogr. Zschr. **2**.
— 1953: Bazi Anadolu Göllerinin Hidrobioloji ve balikçelik Bakumlarindan Incelenmesi. Balik ve Balikçelik no. **14** u. **15**.
Pia, J., 1933: Neue Berechnungen der Löslichkeit des kohlensauren Kalkes. Intern. Rev. d. ges. Hydr. **29**.
— 1933: Kohlensäure und Kalk. Die Binnengewässer **XIII**.
Risch, C., 1909: Der Sapanca-See und seine Umgebung. Pet. Mitt. Gotha.
Ruttner, F., 1931: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Sumatra, Java und Bali. Arch. f. Hydr. Suppl. **8**.
Schäfer, H. W., 1952: Türkiye Ostrakodlari hakkinda. Über Süßwasserostrakoden aus der Türkei. Hidrobiol. Araşt. Enst. Yayinlarindan. Ser. B. **I**, H. 1.
Schindler, O., u. Wagler, E., 1936: Zur Biologie der Seeforelle. Intern. Rev. d. ges. Hydr. **33**.
Sözer, N., 1954: Iznik gölü Çangginin Morfolojisi ve bunun Tektonikle Ilgisi Tedrisat Mecmuasi **25**.
Taçman, C. E., 1945: Tuzlarimiz. MTZ Mcem Ankara.
Tessier, J., 1875: L'Asie Mineure.
Thienemann, A., 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas **1**.

Dr. Wilhelm Nümann
Institut für Seenforschung
Langenargen/Bodensee

Tabellenanhang

Tabelle 1. Aksehir-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2		P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
					mg/l	%				
15. 4. 53	Graugelb,	0	9,8	9,2	9,1	86	22		16,8	
	sehr trüb	5	9,8	9,2	9,1	86	22			
17. 8. 53	Olivgrün,	0	23,0	8,6	6,8	86	15		24,5	
	trüb	5	22,7	8,7	6,5	83	16			
5. 11. 53	Graugrün,	0	12,8	9,5	6,4	68	24	9,3	8,4	10,7
	trüb	3	12,7	—	—	—	—			
30. 4. 54	Tiefgrün	0	16,0	8,0	7,3	81	40	8,8	42,0	25,0
		4	12,2	8,5	5,5	55	60			

Tabelle 2. Die häufigsten Plankter zu verschiedenen Jahreszeiten

See	Datum	*Daphnia*	*Diaphanosoma*	*Bosmina*	*Leptodora*	*Diaptomus*	*Cyclops*	*Heterocope*	Rotatorien
Aksehir	15. 4. 53	++		○		[++]	○		○
	17. 8. 53		○			[+++]			
	5. 11. 53			○		[+++]	○		
	30. 4. 54	[+++]				+	+		
Marmara	12. 4. 53	[+++]				++	○		○
	15. 8. 53	[+++]				○			○
	15. 11. 53	[+++]		+		○			
	26. 4. 54	[+++]				++	○		
Süleyman	16. 4. 53	+++				+++			
	19. 8. 53	+				[+++]			
	8. 11. 53	[+++]				++			
	2. 5. 54	[+++]				++			
Apolyont	9. 4. 53		○						[++]
	12. 8. 53	+					○		+
	26. 11. 53						○		
	23. 4. 54								+
Manyas	10. 4. 53						+		+
	14. 8. 53	+					○		
	24. 11. 53			○			[++]		
	24. 4. 54						○		+
Iznik	7. 4. 53		○	○		[+++]	+		
	12. 8. 53	++				++	++		
	27. 11. 53		[+++]	○		++	+++		
	20. 4. 54					++	[+++]		
Sapanca	25. 4. 53						+		
	28. 8. 53							+	
	29. 11. 53				○			+	○
	12. 4. 54			○			○	+	
Beysehir	22. 4. 53					[++]	+		
	21. 8. 53	+			+	[++]			
	10. 11. 53	+			○	[+++]			
	4. 5. 54		○			++	[++]		
Egridir	19. 4. 53	○				[+++]	++		
	23. 8. 53		+		+	[+++]	+		
	12. 11. 53		++			[+++]			
	5. 5. 54				○	[+++]			
Burdur	26. 8. 53					[+++]			
	13. 11. 53					[+++]			
	7. 5. 54					[+++]			
Hotamis	17. 4. 53					○			
	19. 8. 53	○				○			
	7. 11. 53					○			
	1. 5. 54								

○ = einzeln; + = mehrere; ++ = viel; +++ = sehr viel; [ ] = überwiegend

Tabelle 3. Marmara-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
12. 4. 53	Grün, fast transparent	0	17,0	6,0	9,1	92	66		63	
		3,8	15,1	6,0	8,5	82	66			
15. 8. 53	Graugrün	0	24,4	7,2	7,7	89	67		17,5	
		2,3	23,4	7,3	6,7	76	64			
15. 11. 53	Grau-olivgrün	0	13,1	8,3	10,2	96	66		11,2[1])	9,5
		-	—	—	—	—	—			
26. 4. 54	Grau-olivgrün	0	17,9	6,3	8,5	89	58	8,9	42,0	27,5
		3	15,3	6,3	8,0	78	58			

[1]) Nur 0 bis 1,5 m

Tabelle 4. Süleyman-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
16. 4. 53	Grün (durch Algen), transparent	0	13,0	20,2	8,5	89	4,3		sehr viel[1])	
		3,3	13,0	20,2	9,3!	97	5,0			
19. 8. 53	Olivgrün	0	24,4	19,6	6,0	79	10,0		39,2	
		2,2	22,6	19,6	5,2	66	12			
8. 11. 53	Grasgrün	0	11,8	20,2	7,2	75	13		29,4	5,3
		3,0	11,8	—						
2. 5. 54	Grasgrün	0	17,4	17,3	5,7	59	23	9,0	21,0	26,7
		3,5	15,3	17,3	8,2!	89	23			

[1]) Wegen der vielen Algenfäden nicht bestimmbar.

Tabelle 5. Apolyont-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
9. 4. 53	Gelblichgrau, trüb	0	12,6	3,9	11,1	103	28	8,62	6,0	
		3,5	11,8	4,0	10,1	92	40			
13. 8. 53	Grau, sehr trüb	0	21,7	4,3	7,2	79	30		9,8[1])	
		1	21,7	4,3	7,2	79	30			
26. 11. 53	Grau, sehr trüb	0	3,1	3,9	13,5	100	12	8,8	12,6[2])	2,0
		—	—	- -	-	—	-	—		
23. 4. 54	Gelbgrau, trüb	0	13,6	4,1	11,4	107	30	8,9	5,6	6,2
		2,8	13,4	4,2	10,9	102	30			

[1]) 90% Einzeller. [2]) Überwiegend anorganische Bestandteile.

Tabelle 6. Manyas-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
10. 4. 53	Grau, trüb	0	14,2	2,4	11,7	111	28		4,6	
		2,5	13,7	2,4	12,6	120	28			
14. 8. 53	Gelbgrau	0	21,0	2,5	7,5	81	60		(23,8)[1]	
		1,0	21,2!	2,5	7,1	77	60			
24. 11. 53	Grau, sehr trüb	0	7,0	2,7	11,9	97	30—60	9,1	(23,8)[2] (0—0,8m)	5,4
		—	—	—	—	—	—	—		
24. 4. 54	Gelbgrün, trüb	0	13,9	2,4	9,0	85	26!	9,0	(22,4) [1) 2)]	15,6
		—	—	—	—	—	—	—		

[1]) Einzeller. [2]) Anorganische Partikel.

Tabelle 7. Iznik-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
7. 4. 53	Grün, transparent	0	11,6	9,73	12,5	113	20	8,6		
		10	9,5	9,80	12,3	105	22		30,8	
		20	9,0	9,80	12,3	105	23			
		30	8,5	9,80	12,3	105	27			
		45	8,1	10,00	11,8	97	27			
12. 8. 53	Blaugrün	0	24,6	9,61	7,9	92	1			
		10	24,5	9,65	8,2	96	1			
		20	11,5	9,65	9,6	89	1		25,2	
		30	9,4	9,65	7,8	67	18			
		45	8,3	9,68	5,5	47	38			
27. 11. 53	Tief grünschwarz	0	12,1	9,96	10,2	94	1—3			
		20	12,1	—	—	—	—			
		30	12,1	9,96	10,0	92	1—3		25,2	8,1
		35	9,3	9,96	7,5	65	43			
		49	8,6	10,04	3,1	27	76			
20. 4. 54	Grün, transparent	0	10,8	9,73	10,9	99	5	9,0		
		10	9,7	9,73	11,0	97	6			
		20	8,8	9,82	11,1	95	5		24,4	18,4
		40	5,7	9,82	9,8	79	20			
		66	5,3	9,82	7,9	62	27	8,8		

Tabelle 8. Sapanca-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
25. 4. 53	Grün, sehr wenig trüb	0	12,4	2,2	11,0	100	< 1			
		10	10,5	2,3	11,1	99	< 1			
		20	9,4	2,2	10,6	90	< 1		(16,8)	
		30	8,4	2,3	10,4	89	< 1			
		49	7,9	2,3	9,8	81	< 1			
28. 8. 53	Blaugrün	0	24,8	2,07	7,9	91				
		10	24,2	—	—	—				
		15	12,5	—	—	—	< 1			
		20	10,2	2,14	9,0	78			(14,0)	
		30	8,8	2,14	6,6	56				
		49	8,4	2,18	3,5	29				
29. 11. 53	Graugrün	0	11,4	2,14	10,7	96				
		25	9,6	—	—	—	Sp. ?		4,2	4,70
		30	9,2	2,44	4,4	37				
12. 4. 54	Olivgrün, transparent	0	9,4	2,3	11,6	100		9,1		
		5	7,9	—	—	—	—			
		10	7,8	2,25	11,8	97	0		5,6	13,30
		20	7,3	—	—	—	—			
		47	5,3	2,25	10,6	82	1			

Tabelle 9. Beysehir-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
22. 4. 53	Grau, trüb (nach Sturm)	0	12,6	3,2	9,6	102	4		7,7	
		5,5	11,4	3,2	9,6	99	4			
21. 8. 53	Graugrün, wenig transparent	0	22,8	3,0	7,2	93	1		5,6	
		5,0	22,8	3,1	7,1	90	1			
10. 11. 53	Grün, leicht milchig, trüb	0	12,8	3,3	9,4	101	0		25,2	1,6
		5,0	12,8							
4. 5. 54	Milchiggrün	0	15,2	3,1	8,8	98	2,7	9,0	8,4	3,8
		5,7	14,6	3,1	9,0	99	2,4			

Tabelle 10. Egridir-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
19. 4. 53	Grünlichgrau, etwas trüb	0	10,4	3,2	10,1	94	< 1		15,4	
		8	9,6	3,6	10,2	95	< 1			
23. 8. 53	Graugrün	0	22,9	3,7	7,4	93	0		7,0	
		10	22,6	3,7	7,3	92	0			
12. 11. 53	Olivfarben, milchigtrüb	0	13,6	3,6	9,5	102	< 1		18,2	1,0
		10	13,6	—	—	—	—			
5. 5. 54	Blaugrün	0	15,3	3,5	9,2	100	0	8,9	30,8	4,2
		5	14,1	—	—	—	—			Ufer
		9,6	12,9	3,6	9,0	95	0			1,6

Tabelle 11. Burdur-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %[1])	P	Cl‰	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
26. 8. 53	Blau, Uferzone grün	0	23,2	27,5	6,2	80	20	4,2	7,0	
		10	23,2	—	6,4	83	20			
		15	13,6	—	7,4	80	22			
		22	7,2	28,2	5,8	54	24	4,4		
13. 11. 53	Blaugrün	0	15,5	28,6	7,4	84	24	4,2		
		20	10,2	28,4	4,8	49	25		16,8	0,3
		31	6,8	28,2	2,6	25	27			
7. 5. 54	Grün, transparent	0	16,2	26,5	4,4	51	27	9,1		
		5	15,0	—	—	—	—	—	39,2	1,5
		10	10,6	26,9	5,2	54	27	—		
		15	7,9	—	—	—	—	—		
		20	5,6	28,1	4,5	41	27	—		
		29	5,2	28,1	4,4	40	27			

[1]) Höhe, T und Cl berücksichtigt.

Tabelle 12. Hotamis-See

Datum	Wasserfärbung	Tiefe	T	SBV	O_2 mg/l	O_2 %	P	p_H	Plankton cm^3/m^2	Bodenfauna g/m^2
17. 4. 53	Olivgrünbraun, transparent	0 2,5	13,8 13,2	5,5 5,3	8,1 8,2	87 86	<1 <1		1,4	
19. 8. 53	Grün (Phytoplankton)	0 1,0	23,4 23,0	4,5 4,3	9,9 9,2	125 116	<1 <1		2,8	
7. 11. 53	Braun, transparent	0	13,2	4,6	12,4	130	Sp.?		1,4	0
1. 5. 54	Grasgrün-Olivgrün, transparent	0 1,3	21,8 19,4	4,1 4,6	16,2 13,5	189 159	0 0	9,2	(18,2)[1])	5,1

[1]) Nur Detritus und Nannoplankton.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	55—79

Fritz Gessner

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Brasilien

LIMNOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM ZUSAMMENFLUSS DES RIO NEGRO UND DES AMAZONAS (SOLIMÕES)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 55
II. Das Untersuchungsgebiet 56
III. Untersuchungsmethoden 56
IV. Untersuchungsergebnisse 57
Marañon und Solimões 57
Der Rio Madeira 62
Der Rio Negro 62
Der Zusammenfluß von Solimões und Rio Negro 70
Zusammenfassung 75
Resumo em Portugues 77
Literatur 79

I. EINLEITUNG

In den letzten 3 Monaten des Jahres 1956 und zu Beginn des Jahres 1957 sowie zwischen März und Juni 1959 hatte ich Gelegenheit, zwei Einladungen des „Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia" folgend, limnologische Untersuchungen im Amazonasgebiet durchzuführen. Während meines ersten Aufenthaltes 1956/57 arbeitete ich im Gebiet um Manaus, am unteren Tapajoz und an der Amazonasmündung bei Belem und versuchte mir außerdem durch Flüge die Flüsse Solimões, Rio Madeira und Rio Negro aufwärts einen Überblick über das Flußsystem des Amazonas zu verschaffen. Der zweite Aufenthalt, der mich nur wenig über das Gebiet von Manaus hinausführte, war vor allem dem Studium des Zusammenflusses von Solimões und Rio Negro, der Untersuchung der Überschwemmungswälder und der Biologie der *Victoria regia* gewidmet.

In dieser Arbeit soll nur über jene Untersuchungen berichtet werden, die in Gebieten des Zusammenflusses von Rio Negro und Solimões sowie westlich davon durchgeführt worden sind. Auch muß ich mich auf die Wiedergabe der hydrographischen und hydrochemischen Daten beschränken, da das biologische Material von den Spezialisten noch nicht bearbeitet ist.

Mein Dank gilt vor allem dem ehemaligen Vizedirektor des genannten Instituts in Manaus, Dr. Raul Antony, dem Begleiter meiner ersten Reisen, Prof. Dr. H. Sioli (Plön), der die Einladungen vermittelte, meinem Assistenten Alcestes Rebêlo und Manoel Redrigues de Meneses, dem Besitzer der Lancha, ohne dessen Ortskenntnis die Untersuchungen nicht in so kurzer Zeit hätten durchgeführt werden können. Schließlich wurden in dieser Arbeit die Untersuchungen

einiger Wasserproben verwertet, die auf der Humboldt-Gedächtnisexpedition 1958 im Übergangsgebiet zwischen Orinoko und Rio Negro gesammelt worden sind. Den Herren Prof. MÄGDEFRAU und Prof. VARESCHI sei auch hierfür bestens gedankt.

II. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Der Amazonas wird in seinen verschiedenen Abschnitten in den einzelnen Ländern sehr verschieden bezeichnet. Da die weitaus größte Strecke seines Laufes durch brasilianisches Gebiet fließt, sei die in diesem Lande übliche Bezeichnung unserer Arbeit zugrunde gelegt. Danach heißt der Oberlauf des Amazonas in Peru Marañon. Der bedeutendste Nebenfluß, den er hier aufnimmt, ist der Ucayali. Von der brasilianischen Grenze bis zum Einfluß des Rio Negro wird der Strom Solimões genannt, und von hier ab bis zur Mündung in den Atlantik wird ganz allgemein der Name Amazonas angewendet.

III. UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Es wird in dieser Arbeit gezeigt werden, daß die wichtigste Methode zur Erforschung der Amazonasgewässer die Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit ist. Die Unterschiede, die wir hier in den einzelnen Flußläufen finden, sind so groß, daß die Wassermassen allein durch die Leitfähigkeit völlig eindeutig unterschieden werden können.

Untersuchungen über den Elektrolytgehalt, erfaßt durch den elektrischen Widerstand des Wassers, wurden im Amazonasgebiet bisher nicht durchgeführt. Da jedoch mit sehr geringen Leitfähigkeitswerten gerechnet werden mußte, wurde durch die Firma Pusl in München (Goethestraße 54) eine Elektrode mit sehr geringem inneren Widerstand gebaut. Die beiden Platinbleche hatten eine Fläche von je 576 mm², die durch Glasperlen in einem konstanten Abstand von 4 mm gehalten wurden. Als Meßbrücke diente ein Pontavi-Wheatstone-Gerät der Firma Hartmann und Braun, das mit einer Taschenlampenbatterie betrieben wurde und sich hervorragend bewährt hatte. Die Eichung erfolgte bei 28° C durch eine n/100-KCl-Lösung. Die Meßtemperatur betrug nicht — wie sonst üblich — 18° oder 20° C, sondern 28° C, da tiefere Temperaturen nur schwer herzustellen gewesen wären. Die Angaben beziehen sich also auf $\varkappa_{28} \cdot 10^{-6}$. Nicht immer konnte die Messung genau bei 28° C durchgeführt werden. In diesem Falle wurde eine Temperaturkorrektur angebracht. Abweichungen von ± 1° C wurden nicht berücksichtigt, da der dadurch entstandene Fehler gegenüber den gefundenen Unterschieden in der Leitfähigkeit gering war. An zwei Beispielen sei die Beziehung zwischen Temperatur und elektrischem Widerstand des Wassers wiedergegeben:

Cassiquiare (Orinoko)		Solimões	
26,0° C	1150 Ω	26,0° C	550 Ω
27,7° C	1130 Ω	27,0° C	540 Ω
28,8° C	1110 Ω	29,7° C	510 Ω
29,4° C	1080 Ω	30,3° C	505 Ω
32,0° C	1000 Ω		

Beim Vergleich von Serien, z. B. eines solchen Flußquerschnittes oder eines Vertikalprofils, wurde streng darauf geachtet, daß die Proben gleiche Temperatur hatten, und die gefundenen Unterschiede für die elektrische Leitfähigkeit somit real waren.

Die gesammelten Wasserproben, soweit sie nicht an Ort und Stelle verarbeitet und gemessen wurden, kamen in Plastikflaschen, die den Chemismus des Wassers nicht änderten.

Weit schwieriger war es, exakte pH-Werte zu erhalten. Es wurden pH-Werte der Firma Pusl (München) mit Glaselektroden verwendet, die vor jeder Versuchsserie mit Puffern geeicht wurden. Trotzdem zeigten sich sehr oft aus unerklärlichen Gründen — namentlich in elektrolytarmen Wässern — stark schwankende oder unwahrscheinliche Werte. Zum Vergleich wurden

daher Bestimmungen mit dem Hellige-Kolorimeter herangezogen, die jedoch oft Werte lieferten, die von der Glaselektrode stark abwichen.

Während die mit dem Hellige-Komparator gemessenen pH-Werte, soweit diese in der Nähe des Neutralpunktes (6,5 bis 7,0) lagen, mit den Werten der Glaselektrode sehr gut übereinstimmten, ergaben die mit Bromchresolgrün als Indikator bestimmten Werte in einem Bereich zwischen 3,7 und etwa 5,5 pH-Zahlen, die 0,7 bis 1,0 höher lagen, als sie von der Glaselektrode angegeben wurden. Diese Abweichungen zeigten sich mit großer Konstanz an streng vergleichbaren Proben. Die in dieser Arbeit wiedergegebenen pH-Werte beziehen sich auf Glaselektroden.

Die Humusstoffe wurden kolorimetrisch als Pt-Werte ermittelt, doch hatten diese Bestimmungen nur den Wert von groben Schätzungen. Die Permanganatmethode wurde nicht angewendet, da Sioli (1955) in seinen Arbeiten darüber bereits zahlreiche Angaben macht.

Über die mittels der Winkler-Methode durchgeführten O_2-Bestimmungen braucht nichts gesagt zu werden. Proben von Tiefenwasser wurde mit einem Ruttner-Schöpfer emporgeholt. War es notwendig, im Überschwemmungswald (Igapó) zu arbeiten, wo sich die Schnüre der versenkten Instrumente an den Zweigen der untergetauchten Bäume verhängt hätten, wurde mit einem eigens konstruierten „Igapó-Wasserschöpfer" gearbeitet, der an Stangen versenkt wurde, die aneinandergeschraubt werden konnten.

Die Lichtmessungen erfolgten mit einer Lange-Photozelle. In den trüben Weißwässern waren Filter nicht nötig, in Braunwässern wurden sie in einigen Fällen angewendet.

IV. UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Marañon und Solimões

Aus der oberen Amazonasregion in Peru standen mir nur wenige Wasserproben zur Verfügung, die für mich im März 1959 entnommen worden waren. Ihre Untersuchung ergab folgende Werte:

Tabelle 1

	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	pH
Ucayali (oberhalb Einmündung des Marañon)	172,7	6,85
Marañon (oberhalb Einmündung des Ucayali)	100,0	6,67
Marañon (unterhalb Einmündung des Ucayali)	137,0	6,85
Marañon bei Iquitos (Aprilwert)	149,0	

Es zeigt sich also, daß der Ucayali wesentlich elektrolytreicher ist als der Marañon. Wie später noch dargelegt werden wird, kann aus den Leitfähigkeitswerten zweier zusammenmündender Flüsse und der des Mischwassers das Verhältnis der Wassermassen errechnet werden, die den beiden Flüssen zukommt. Da die Mischung jedoch sehr verzögert erfolgt (vgl. S. 71), kann hierfür jene Wasserprobe nicht verwertet werden, die sofort unterhalb des Zusammenflusses von Marañon und Ucayali entnommen wurde.

Dagegen darf angenommen werden, daß die Wassermischung bei Iquitos, etwa 200 km unterhalb des Zusammenflusses vollzogen ist. Ist diese Annahme zutreffend, so würde das Wasser hier zu 68% dem Ucayali und zu 32% dem Marañon entstammen. Seiner Wassermasse nach wäre also eher der Ucayali als der Marañon als der Quellfluß des Amazonas zu betrachten.

Dieser Bemerkung darf jedoch kein großer Wert beigemessen werden, denn das Wasser des Amazonas ist hinsichtlich seiner Leitfähigkeit so inhomogen, daß Einzelmessungen kaum ausgewertet werden dürfen. Es soll später am Beispiel des Zusammenflusses von Rio Negro und Solimões genauer auf diese Verhältnisse eingegangen werden.

Zur Untersuchung des Solimões auf brasilianischem Boden diente ein Flug mit einem Wasserflugzeug (Catalina) am 3. und 4. Januar 1957. Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengestellt, wobei die Anordnung der Stationen flußabwärts gerichtet ist.

Tabelle 2. Untersuchung des Solimões am 3. und 4. Januar 1957

Ort	° C	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	Licht (%) in 25 cm Tiefe
Benjamin Constant	27,2	6,1	22	9
S. Paolo de Olivença	—	7,4	163	3
St. Antonio de Içá	—	6,9	80	15
Porto Afonsos	27,5	6,1	10,5	40
Fonte Bõa	28,3	7,5	134	10
Lago Tefé	—	6,6	13,4	40
Coari	—	6,5	16,3	30
Codajaz	28,0	6,9	85	18

Die in dieser Tabelle zusammengestellten Werte sind in mehrfacher Weise bemerkenswert und bestätigen, daß auch eine „Limnologie vom Flugzeug" Resultate verspricht. Was die Temperatur (Oberfläche) betrifft, so zeigt sich, daß der ganze Solimões in Bralisien um diese Jahreszeit gleich temperiert ist, da die geringen Unterschiede auf die verschiedene Tageszeit der Messung zurückgeführt werden können. Zwischen pH und Leitfähigkeit besteht die auch aus anderen Gewässern hinlänglich bekannte Proportionalität, die auf die Beziehung zwischen Bicarbonat und Säuregrad hinweist. Die Leitfähigkeitswerte für sich betrachtet, zeigen durch ihre extrem hohen Schwankungen, daß die Probeentnahme keineswegs immer im Solimões-Wasser erfolgte. Oft wassern die Flugzeuge in Seen (Lago Tefé) oder in Seitenarmen, in die sich aus der umliegenden Terra firme elektrolytarmes Wasser ergießt (vgl. S. 60). Wirkliches Solimões-Wasser finden wir nur bei S. Paolo de Olivença, Fonte Bõa und Codajaz, wo überall auch hohe Werte für die Leitfähigkeit gefunden worden sind. Durch die Verdünnung mit elektrolytarmem Wasser fällt die Leitfähigkeit des Solimões von Inquitos bis zur Einmündung des Rio Negro etwa auf die Hälfte ab, aber auch die höchsten Werte im Oberlauf des Flusses sind — verglichen mit normalen europäischen Wässern — immer noch gering.

Wie SIOLI in verschiedenen Veröffentlichungen hervorgehoben hat, können die Wässer des Amazonasgebietes nach ihren optischen Eigenschaften in drei Gruppen geteilt werden. Von den Anden als einem jung aufgefalteten Gebirge kommen die Weißwasserströme (Solimões und Rio Madeira), beladen mit einer enormen Menge anorganischer Trübungsstoffe, die den Wässern ihre lehmige Farbe verleihen. Aus den Mittelgebirgen Zentralbrasiliens strömen Flüsse herab (Tapajoz, Xingu), die infolge geringer Erosion in ihren Einzugsgebieten nur wenig Suspensoide enthalten, die bereits im Oberlauf sedimentiert werden, so daß Klarwässer den Unterlauf erfüllen. Moorigen Geländedepressionen in extrem kalkarmen Urgesteinsgebieten entspringen die Schwarzwässer (Rio Negro).

Die extreme Trübe des Solimões-Wassers kommt in der letzten Spalte der Tabelle 2 zum Ausdruck. Sie enthält die Beleuchtungsstärke in 25 cm Wassertiefe in Prozent des in das Wasser eindringenden Lichtes. Die Beziehung zwischen Licht und Leitfähigkeit ist in Abb. 1 ausgedrückt. Die gut ausgeprägte Proportio-

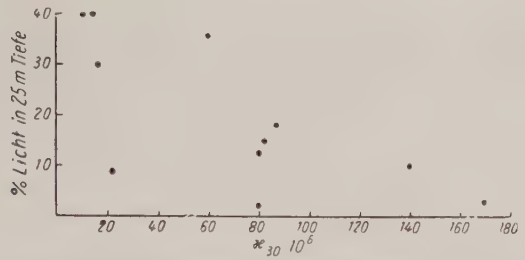


Abb. 1. Beziehung zwischen Elektrolytgehalt und Transparenz in den Weißwasserflüssen Amazoniens (Solimões und Madeira). (Nach Gessner 1959.)

nalität ist unverkennbar und leicht zu deuten. Die Verwitterung setzt einerseits ösliche Salze frei, andererseits unlösliche anorganische Partikel, so daß ein Zuammenhang zwischen beiden bestehen muß. Aber auch die große Streuung der Werte ist verständlich, denn die Menge der in Schwebe gehaltenen Partikel — und damit die Wassertrübe — hängt vom Bewegungszustand des Wassers ab, während dieser ohne Einfluß auf den Elektrolytgehalt ist.

Über eine eventuell vorhandene Schichtung lagen im Solimões bisher keine Untersuchungen vor. Es wurde deshalb am 30. Dezember 1956 etwa 20 km oberhalb des Rio-Negro-Einflusses eine Serie von Tiefenproben entnommen, deren Untersuchung folgende Daten ergab (Tabelle 3):

Tabelle 3. Solimões, 20 km oberhalb Negro-Einmündung beim Paraná do Aruana am 30. Dezember 1956

Tiefe in m	° C	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%
0	28,5	6,9	79	5,78	74
10	28,8	6,9	79	5,74	73
20	28,8	6,9	79	5,83	70
30	28,7	6,9	76	6,00	76

Wir erkennen, daß weder eine physikalische noch eine chemische Schichtung n nenneswertem Umfang ausgebildet ist. Die Durchmischung ist eben so stark, aß sich keine vertikalen Gradienten einstellen können. Bemerkenswert ist der elativ hohe Grad der Sauerstoffuntersättigung. Es darf daraus geschlossen erden, daß die Zehrung so stark ist, daß die Zufuhr von Luftsauerstoff zur Sättiung nicht hinreicht.

Von Interesse ist weiterhin die Frage, ob hinsichtlich des Elektrolytgehaltes ahreszeitliche Unterschiede bestehen. Das bisher vorliegende Zahlenmaterial t zwar sehr dürftig, läßt aber doch bereits eine bestimmte Aussage zu. Am 0. Dezember 1956, also zur Zeit des tiefen — bzw. eben ansteitenden — Wasserandes, ergab die Mitte des Solimões einen Wert für $\varkappa_{28} \cdot 10^6$ von 79, am 28. April 959, also zur Zeit sehr hohen — wenngleich auch noch nicht höchsten — Wasserandes (vgl. S. 66) betrug der Mittelwert etwa an der gleichen Stelle 64. Der nterschied zwischen beiden Zahlen ist so groß, daß er nicht auf einen etwaigen eßfehler beruhen kann. Er läßt erkennen, daß mit zunehmendem Wasserand offenbar eine Verdünnung der Elektrolytlösung, also eine bnahme der Leitfähigkeit eintritt, wie dies ja erwartet werden onnte.

Aus dem offensichtlich vorhandenen Jahresgang im Elektrolytgehalt des Solimões ergibt sich die Notwendigkeit, bei einem Vergleich der Werte in verschiedenen Flüssen oder Flußsystemen nur annähernd gleichzeitige Messungen heranzuziehen. Es wird aufschlußreich sein, in weiteren Untersuchungen die gegenseitigen Beziehungen zwischen Wasserstand und Elektrolytgehalt aufzudecken. Es sei hier erwähnt, daß eine Wasserprobe, die von Prof. SIOLI am 19. Mai 1955 vom Solimões oberhalb des Rio-Negro-Einflusses entnommen worden ist, eine Leitfähigkeit von $48 \cdot 10^{-6}$ hatte.

Es ist eine allen Erforschern des Amazonas geläufige Tatsache, daß wir es hier nicht mit einem Fluß zu tun haben, der eine Landschaft durchfließt, zu der er sonst keine Beziehung hat, vielmehr wird hier eine Landschaft von gigantischem Ausmaß durch den Fluß selbst gebildet und unablässig umgeformt. Nach SIOLI (1956) haben die von den Anden kommenden Flüsse in den tertiären Boden zunächst tiefe Erosionsrinnen gegraben, die dann teilweise wieder mit alluvialem Schwemmaterial, der Varzea, zugeschüttet worden sind. Da nun Sedimendation und Erosion von Varzea unablässig fortschreiten, findet sich das Bett des Amazonas in ständiger Bewegung, die noch durch den Rhythmus kompliziert wird, den der wachselnde Wasserstand, der Niveauunterschiede von 10 bis 12 m bedingen kann, hervorruft.

In den Seen, die beidseitig den Solimões begleiten und mit ihm verbunden sind, spielen sich daher äußerst verwickelte Vorgänge ab, die hier am Beispiel des Lago Janauacá geschildert seien. Dieser See liegt an der rechten Flußseite, etwa 50 km oberhalb des Rio-Negro-Einflusses. Ein langer, enger Kanal (Paraná) führt vom Solimões in das Innere des weit verzweigten Seensystems (Abb. 2), in das von der umliegenden Terra firme Schwarzwässer einströmen. Im See selbst erfolgt die Mischung zwischen Schwarz- und Weißwasser, wie dies durch die Zahlen in folgender Tabelle (4) zum Ausdruck kommt.

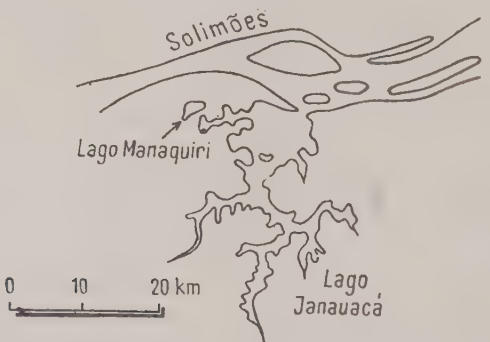


Abb. 2. Lageplan des Lago Janauacá und des Laga Manaquiri.

Tabelle 4. Lago Janauacá am 30. Dezember 1956

	°C	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	Sichttiefe in cm	Licht % in 25 cm	Wasserfarbe
Innerste Stelle	29,3	6,2	31	150	52	braun
Innerhalb der Eugenia-Inseln	—	6,4	43	70	40	grün
Paraná	28,8	6,4	47	25	20	gelb
Solimões	28,8	6,9	79	20	13	gelb

Im Inneren des Sees waren ausgedehnte Buschinseln der Myrtacee *Eugenia inundata* („Araça" genannt), die auch bei diesem niederen Wasserstand mit den unteren Teilen im Wasser standen. Das Wasser hatte hier eine durch Cyanophyceen grünliche Färbung. Wir sehen, daß von innen nach außen pH und Leitfähigkeit ansteigen, und zwar in beträchtlichem Umfang, während sich die Lichtverhältnisse infolge des Ansteigens der Wassertrübe in zunehmendem Maße verschlechtern.

Wir haben oben gesehen, daß der Elektrolytgehalt des Solimões mit steigendem Wasserstand erwartungsgemäß sinkt, müssen hier aber hinzufügen, daß sich dies nur auf den Fluß selbst bezieht. In den Seen, denen von der Terra firme elektrolytarmes Wasser zuströmt, liegen die Verhältnisse nämlich gerade umgekehrt. Steigt der Spiegel des Flußwassers, so dringt dieses in erhöhtem Maße in die Seen ein, drängt hier den Anteil an elektrolytarmem Wasser zurück und erhöht die Leitfähigkeit. So enthält z. B. der Lago Manaquiri (Abb. 2) — nach Angabe von Dr. R. Antony — zur Zeit des niedrigen Wasserstandes elektrolytarmes Braunwasser, zur Zeit des hohen (18. April 1959) elektrolytreiches Weißwasser ($\varkappa_{28} \cdot 10 = 38$). Während also der Salzgehalt im Fluß bei steigendem Wasserstand abnimmt, nimmt er in der Regel in Seen zu. Das Ausmaß dieser Schwankungen wird allerdings vom Verhältnis der in den See einströmenden Schwarz- und Weißwassermassen abhängen.

Liegt ein See mitten in der Varzea, hat er also keine Verbindung zur Terra firme, so schwankt sein Elektrolytgehalt im gleichen Maße wie im Fluß. Als Beispiel hierfür sei der Lago Rodondo angeführt, ein durch einen langen geraden Paraná mit dem Solimões verbundenes flaches Wasserbecken, dem offenbar nur wenig elektrolytarmes Wasser zuströmt. Die Leitfähigkeit betrug hier am 29. Oktober 1956 77 (im Solimões 79), am 20. April 1959 44 (im Solimões 64).

Im gleichen See wurde am 20. April 1959 auch die Sauerstoffschichtung untersucht, wobei sich folgende Zahlen ergaben:

Tabelle 5. O_2-Schichtung im Lago Rodondo am 20. April 1959

m Tiefe	mg O_2/l	O_2 %
0	2,29	29
1	2,16	27,5
2	1,83	22,9
3 (Grund)	0,35	4,4

In zweifacher Hinsicht unterschieden sich die Sauerstoffverhältnisse des Lago Rodondo vom benachbarten Solimões, einmal durch die sehr geringen Sättigungswerte und zweitens durch die rapide O_2-Abnahme selbst in der geringen Tiefe des Sees. Die Ursache hierfür kann in folgendem gesehen werden: Zur Zeit des hohen Wasserstandes steht der umliegende Wald — in der Hauptsache gebildet durch die Capparidacee *Crataeva benthami* — unter Wasser. Das am Waldboden angesammelte organische Material bedingt eine große Sauerstoffzehrung, die auf das Wasser des Sees übergreift, das ja nur einen kleinen Fleck im breiten Gürtel des Überschwemmungswaldes darstellt. Dazu kommt, daß infolge der großen Wassertrübe nichts von der Massenentwicklung des Phytoplanktons zu sehen war, die den See zur Zeit des niederen Wasserstandes zu einem hoch produktiven Gewässer gemacht hatte. Außerdem schwammen überall im See große *Eichhornia*-Inseln, die mit ihren Wurzeln natürlich auch an der O_2-Zehrung teilhatten.

Einen völlig anderen Charakter hat der Lago rodondo zur Zeit tiefen Wasserstandes. Bis auf den schmalen Paraná besteht keine Verbindung mehr zum Solimões, das zur Ruhe gekommene Wasser sedimentiert seine Suspensoide, und das Licht vermag tief ins Wasser einzudringen. Dadurch kommt es zu einer Massenentwicklung des Phytoplanktons und zu einem Anstieg des Sauerstoffgehaltes. Nach Untersuchungen von ALCESTES betrug dieser am 13. 10. 1959 an der Oberfläche 7,58 mg O_2/l, in 0,7 m Tiefe 7,77 mg O_2/l. Dies entspricht einer Sättigung von etwa 105 % bei der um jene Zeit festgestellten Wassertemperatur von 32° (im April 27°).

Der Rio Madeira

Am 5. Januar 1957 ergab sich die Gelegenheit, den Rio Madeira aufwärts zu fliegen und an drei Stellen Untersuchungen vorzunehmen. Der Rio Madeira entspringt im bolivianischen Hochland und ist — wie der Solimões — ein Weißwasserfluß. Die Untersuchung ergab folgende Daten:

Tabelle 6. Untersuchung des Rio Madeira am 5. Januar 1957

	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	Licht % in 25 cm	Sichttiefe in cm
Porto Velho ...	7,1	83	—	—
Manicoré	7,2	78	1,6	10
Borba	7,3	60	—	15

Die Anordnung der Stationen ist auch hier wieder flußabwärts gerichtet und läßt — wie beim Solimões — eine Abnahme der Leitfähigkeit erkennen. Der extrem geringe Lichtwert in 25 m Tiefe deutet darauf hin, daß der Madeira noch weit mehr als der Solimões mit Trübungsstoffen beladen ist.

Der Rio Negro

Von der Limnologie und den geologischen Verhältnissen des oberen Rio Negro hat SIOLI (1955) eine anschauliche Schilderung gegeben. Es handelt sich hier um das geologisch am meisten gealterte Gebiet der ganzen amazonischen Hyläa. Auf diese Tatsachen geht vor allem die erschreckende Nährstoffarmut der Böden und Wässer zurück.

Der Rio Negro entspringt dem brasilianisch-venezolanisch-columbianischen Grenzgebiet in einem fast ebenen Gelände, der „peneplain", aus der nur vereinzelte Granitfelsen herausragen. Auf einer Strecke von etwa 200 km bildet der Rio Negro — hier Guainia genannt — den Grenzfluß zwischen Brasilien und Venezuela. Auf dieser Strecke nimmt er den Cassiquiare auf, den viel diskutierten Verbindungskanal zwischen Rio Negro und Orinoko (VARESCHI 1959). Solche Verbindungskanäle — ein „Fluß zwischen zwei Flüssen", wie VARESCHI dies nennt — sind im Amazonasgebiet nicht selten und die Folge des äußerst geringen Gefälles, das beim Cassiquiare 41,7 mm/km beträgt.

Weiter unten nimmt der Rio Negro als rechte Nebenflüsse den Içana und den Uaupes auf. Der größte linke Nebenfluß ist der Rio Branco.

Ein Flug zum oberen Rio Negro am 16. und 17. Dezember 1956 gab Gelegenheit, aus dem Gesamtgebiet Proben zu entnehmen, deren Untersuchung in Tabelle 7 zusammengestellt sind, wobei die Flußrichtung wiederum für die Reihenfolge der Stationen maßgebend war.

Tabelle 7. Oberer Rio Negro, Oberflächenwasser, 16./17. Dezember 1956

	° C	pH Glas-Elektr.	pH Brom-chresol grün	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%	% Licht in 25 cm Tiefe (ohne Filter)	Pt
Cucui	28,0	4,49	4,9	8,24	6,86	88	34	80
çana		3,75	4,7	1,19	—		39	≫100
Taracua	27,8	3,90	4,7	8,94	6,96	87	42	80
Jaupes		3,95	4,8	9,2	6,91	86	46	>100
Tapurucuara ..	28,1	3,75	4,7	10,2	6,22	78	37	90
Barcelos	29,5	3,90	4,8	9,60	5,44	70	38	80
Carvoeiro		4,25	5,1	8,38	4,23	58	40	80

Die Temperatur zeigt am oberen Rio Negro gegenüber dem Solimões keine aßbaren Unterschiede. Beim Zusammenfluß der beiden Ströme (vgl. S. 70) ist der Rio Negro — offenbar wegen seiner dunkleren Farbe — 0,7° C wärmer als der Solimões. Die Lichtwerte sind kaum auswertbar, da sie ohne Filter gemessen vorden sind, die Sichttiefe betrug überall etwa 1 m. Die Braunfärbung des Wasers war oft so groß, daß die Komparatorscheibe nicht ausreichte, genaue Pt-Werte anzugeben. Der pH lag sehr tief, wobei die bereits erwähnten großen Unterchiede zwischen der Glaselektrode und Bromchresolgrün als Farbindikator aufraten. Auf die umgekehrte Proportionalität zwischen pH und Leitfähigkeit wird päter (vgl. S. 68) eingegangen werden.

Gegenüber dem Solimões zeigt die Leitfähigkeit des Rio Negro etwa zehnmal eringere Werte. Gerichtete Veränderungen mit dem Flußlauf sind nicht erkennar. In Abb. 3 sind die Leitfähigkeitswerte des oberen Rio Negro, die des obersten Orinoko und des Cassiquiare sowie die des Rio Branco eingezeichnet. Die letzt-

Abb. 3. Elektrolytische Leitfähigkeit ($\varkappa_{28} \cdot 10^6$) im oberen Rio Negro, im obersten Orinoko, im Cassiquiare und im Rio Branco.

genannten Flüsse entspringen dem Urgebirge von Guiana. Ihr Elektrolytgehalt ist etwa doppelt so hoch wie der des oberen Rio Negro, beträgt jedoch nur etwa $^1/_8$ der Werte, die die Flüsse aufweisen, welche von den jung aufgefalteten Anden herabströmen.

Eine Wasserprobe vom unteren Orinoko, welche durch freundliche Vermittlung von Herrn ERNESTO BLOHM (Caracas) durch Herrn E. ZIEB in Ciudad Bolivar (Venezuela) am 19. Januar 1960 geschöpft worden war, ergab einen Leitfähigkeitswert von 21,5. Während seines ganzen langen Laufes scheint sich am Elektrolytgehalt des Orinoko somit kaum etwas zu ändern.

Wie Amazonas, Solimões und Madeira ist auch der Orinoko ein tropischer Weißwasserfluß, jedoch vom elektrolytarmen Typus. Die Menge an Trübungsstoffen, die für die optischen Eigenschaften eines Flusses charakteristisch sind, braucht also beim Vergleich verschiedener Flüsse in keinem Verhältnis zu den im Wasser gelösten Salzen zu stehen.

Die Sauerstoffsättigung zeigt mit dem Flußlauf des Rio Negro eine beträchtliche Abnahme.

Tabelle 8. Rio Negro bei Manaus, Vertikalverteilung der chemischen Komponenten

m	25. III. 1959				1. V. 1959					6. VII. 1959		
	°C	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%	°C	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%
0	—	8,7	5,7	10,1	29,3	5,75	8,8	4,94	60,4	10,5	4,03	52,0
5	29,0	7,7	4,8	60,1	29,0	5,21	8,2	4,43	56,9	10,5	3,83	49,0
10	29,0	8,2	4,4	56,0	28,6	5,47	8,2	4,45	56,9	8,8	3,44	42,0
15	29,0	7,7	4,3	55,5	28,6	5,50	10,5	4,08	52,3	8,8	3,47	44,5
20	28,9	7,7	4,8	57,6	28,4		12,4	4,36	55,9	8,8	3,67	47,0
25	28,8	7,5	4,6	9,0	28,3					8,8		
30	28,8	8,2	4,6	9,0	28,g		10,0	4,36	55,9	8,7	3,39	43,5
35	28,8		4,08	50,2	28,3		10,7	4,36	55,6	8,8	3,32	42,5

m	15. IX. 1959			19. X. 1956			20. XII. 1956				
	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%	°C	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	°C	pH	$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2%
0	6,9	4,76	61	—	5,7	9,4	29,8	6,1	10,6	5,91	72
5	6,8	4,60	59,0		5,7	9,2				5,38	67
10	6,9	4,32	55,4	29,2	5,7	9,9	29,6	5,9	10,0	5,28	67
20	6,9	4,56	58,5	29,0	5,7	9,9	29,6	6,1	8,9	5,33	66
30	6,9	4,37	56,0	29,0	5,7	9,9	29,5	5,9	8,9	5,29	66
45	6,7	4,55	58,5								

In Tabelle 8 sind die Untersuchungen zusammengefaßt, welche am unterste Rio Negro, und zwar vor der Stadt Manaus, durchgeführt worden sind. Der Flu ist hier etwa 5 km breit und — je nach dem Wasserstand — 30—45 m tief. Di Entnahme der Proben erfolgte etwa in Flußmitte. Die Ortung war nicht schwer da hier zwei Schiffe als Öltanks ständig vor Anker liegen.

Die Untersuchungen, welche — zusammengenommen — fast einen ganzen Jahreszyklus umfassen, zeigen, daß im Rio Negro vor Manaus niemals eine aus geprägte thermische Schichtung vorhanden ist, und auch ein Jahresgang ist nich feststellbar. Das gleiche gilt für den pH, dessen Werte nur wenig um 5,7 schwanken

Schwieriger zu beurteilen ist die Leitfähigkeit, da diese im Rio Negro vor Manaus eine sehr große Schwankungsbreite hat. Sie ist leicht verständlich aus dem extrem geringen Elektrolytgehalt, der schon durch Zufuhr geringer Mengen elektroyt-reicheren Wassers eine bedeutende Erhöhung der Leitfähigkeit verursachen muß. Wir werden darauf noch zurückkommen. In Abb. 4 sind alle Werte der Leitfähigkeit vom Rio Negro (Flußmitte vor Manaus) zusammengefaßt, wobei von Vertikalprofilen die Mittelwerte genommen worden sind. Von einem eindeutigen Jahresgang der Leitfähigkeit ist nichts zu sehen, ein Ergebnis, das insofern bemerkenswert ist, als am oberen Rio Negro keine ausgeprägten Trocken- und Regenzeiten existieren. Zwar fallen in den Monaten August bis November weniger Niederschläge wie am mittleren Amazonas. Wenn es trotzdem auch am Rio Negro zu sehr starken jahreszeitlichen Schwankungen des Pegelstandes kommt (Abb. 5), so ist dafür nicht allein die Verteilung der Niederschläge in den einzelnen Monaten verantwortlich, sondern auch der Aufstau des Wassers beim Zusammenfluß des Solimões und Rio Negro.

Es scheint zweckmäßig, an dieser Stelle einige Angaben über das Klima von Manaus zu machen. (Geographische Lage von Manaus 3°8′ S, 59°53′ W v. Gr., 45 m Seehöhe.) Die Meteorologische Station, geleitet von Pater Bruno, ist auf dem flachen Dach eines niedrigen Kirchturms untergebracht. Folgende Angaben beziehen sich auf die Zeit zwischen 1910 und 1920 (nach Knoch 1930).

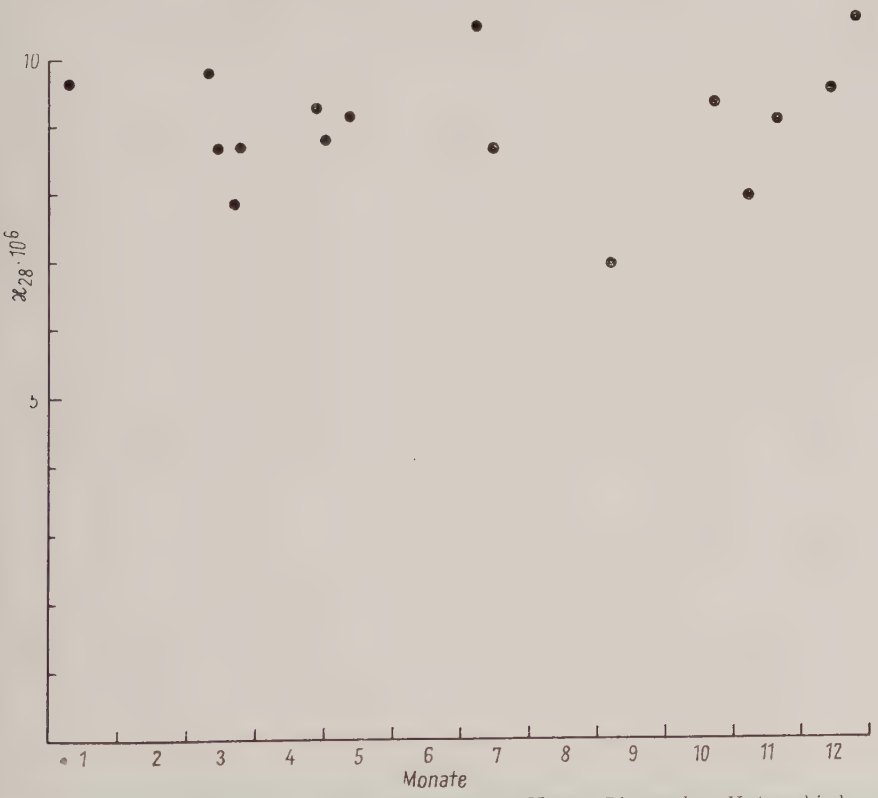


Abb. 4. Elektrolytische Leitfähigkeit des untersten Rio Negro. Die starken Unterschiede gehen möglicherweise auf örtliche Einflüsse der Stadt Manaus zurück.

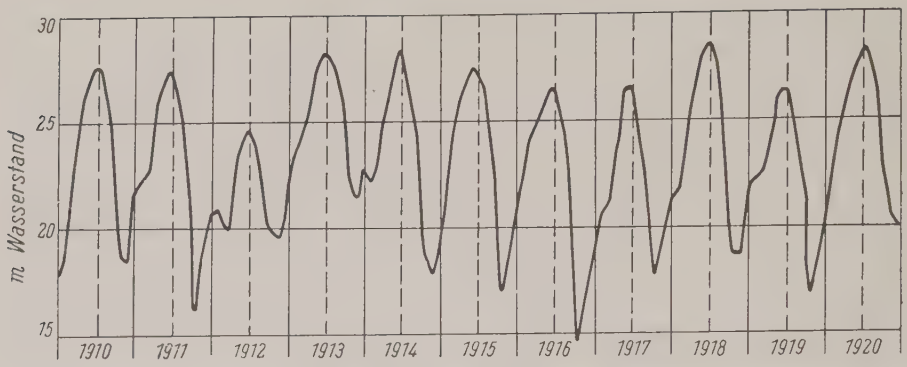


Abb. 5. Pegelschwankungen des Rio Negro vor Manaus. (Nach Aufzeichnungen der Booth-Line, Manaus Harbour.)

Monate	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Mittel
Lufttemperatur ° C	26,6	26,7	26,5	26,6	26,6	26,7	27,0	27,6	28,2	28,2	27,9	27,0	27,2
Niederschlag mm	234	228	243	217	179	92	55	35	52	105	139	196	1771
Luftfeuchte in %	80	80	81	82	82	80	77	75	73	74	76	80	78
Zahl der Regentage	18	18	17	19	18	10	7	6	6	11	12	15	
Bewölkung	6,4	6,7	6,6	6,6	6,4	6,3	6,0	6,0	6,g	6,3	6,3	6,6	6,3

Die Windrichtungen waren in folgender prozentualen Häufigkeit vertreten: N 20, NE 12, E 30, SE 6, S 25, SW 1, W 7, NW —.

Gegenüber dem oberen Rio Negro sind hier die Niederschläge durch erhebliche Unterschiede zwischen Trocken- und Regenzeit gekennzeichnet.

Um einen Einblick zu bekommen, welchen Einfluß die Stadt Manaus auf die Leitfähigkeitsverhältnisse des Rio Negro nimmt, wurden in etwa 50 m Entfernung von den beiden Ufern zwei Probeserien genommen, die von etwa 3 km oberhalb bis 3 km unterhalb Manaus reichten. Die Reihenfolge der unten aufgeführten Zahlen entspricht der Stromrichtung.

Es wurden jeweils Doppelbestimmungen durchgeführt, die auf $\pm 50\ \Omega$ übereinstimmten. Die Angabe erfolgte — bei Messung bei 28° C — in Ω. Zur Errechnung der $\varkappa_{28} \cdot 10^6$-Werte war die Konstante C (0,02254) durch die Ohmzahl zu

13. März 1959, linkes Negro-Ufer (Manaus-Seite)

											Mittel
Ω	2600	2200	2150	2500	2250	2250	2500	2800	2400	2300	2400
pH	5,50	5,53	5,50	5,80	5,60	5,56	5,60	5,66	5,72	5,65	5,63

18. März 1959, rechtes Negro-Ufer (fast unbesiedelt)

											Mittel
Ω	2800	2800	3000	2900	2900	2900	3000	2900	2900	3000	2910
pH	5,77	5,80	5,80	5,80	5,80	5,76	5,67	5,70	5,70	5,63	5,73

dividieren. Wir erkennen, daß die Manaus-Seite durch wesentlich geringere Ohmwerte, also durch eine höhere Leitfähigkeit ausgezeichnet ist als die gegenüberliegende Flußseite, und daß überdies das Manaus-Ufer weit größere Schwankungen in der Leitfähigkeit aufwies. Die Unterschiede der Mittelwerte betrugen (in $\varkappa_{28} \cdot 10^6$) 1,69, die des pH-Wertes nur 0,1. Durch die menschlichen Abwässer der Großstadt Manaus wird also der Elektrolytgehalt der linken Flußseite in Ufernähe erhöht, die riesige Masse des vorbeiströmenden Wassers sorgt jedoch dafür, daß diese Erhöhung nur gering ist. Irgendwelche Gefahren, die sich aus der Abwasserzufuhr ergeben könnten, bestehen im Fluß selbst nicht und könnten höchstens in den beiden Flußläufen, die die Stadt durchziehen, in Betracht kommen. Dagegen müßte die Erhöhung der Leitfähigkeit sehr wohl berücksichtigt werden, wenn kurzfristig Messungen über einen eventuell doch vorhandenen Jahresgang der Leitfähigkeit des Rio Negro vorgenommen werden sollten. Am zweckmäßigsten wäre es, wenn eine Wasserentnahme am rechten Flußufer und weit oberhalb von Manaus erfolgen würde.

Die Beziehungen zwischen der Leitfähigkeit und dem pH sind für das Gebiet des Solimões und des unteren Rio Negro in Abb. 6 dargestellt. Die Kurve zeigt einen seltsamen und überraschenden Verlauf, der sich jedoch leicht erklärt, wenn man annimmt, daß für die Beziehung von pH zu Leitfähigkeit zwei verschiedene Phänomene verantwortlich sind. Im Bereich des Rio Negro finden wir, daß in logarithmischer Skala mit steigendem pH die Leitfähigkeit geradlinig abnimmt, wie wir dies bereits für den oberen Rio Negro gesehen haben. Da in zwei Veröffentlichungen (Gessner 1957, 1959) bereits darauf hingewiesen wurde und durch Versuche belegt worden ist, daß die Senkung des pH vornehmlich eine Angelegenheit des Ionenaustausches ist und daher eine gewisse Menge an austauschbaren Ionen, d. h. eine gewisse Höhe der Leitfähigkeit, voraussetzt, soll hier nicht näher darauf eingegangen werden. Die direkte Proportionalität zwischen pH und Leitfähigkeit zwischen pH 6 und 7,5, wie wir sie vornehmlich im Solimões und in Mischgebieten zwischen Solimões und Rio Negro finden, entspricht dem normalen Verhalten der Gewässer, in denen mit steigendem Bicarbonatgehalt der pH-Wert ansteigt. Die in Abb. 6 wiedergegebene Standardkurve für pH und Leitfähigkeit kann durch die assimilatorische Tätigkeit des Phytoplanktons nur unwesentlich verändert werden. In sauren Schwarzwässern ist das Phytoplankton aus Licht- und Nährstoffmangel so gering entwickelt, daß eine pH-Änderung kaum in Betracht kommt, und in den nährstoffreicheren Gewässern des Solimões-Gebietes kommt es zwar häufig zu einer Massenentfaltung des Phytoplanktons, wenn sich bei eingetretener Wasserruhe die Trübungsstoffe abgesetzt haben, die photosynthetisch erzeugte pH-Verschiebung liegt jedoch in der gleichen Richtung, in die die Kurve weist.

Unzweifelhaft sind die Gewässer des Rio-Negro-Gebietes zu den elektrolytärmsten der Welt zu rechnen. Nur norwegische Seen (Münster Ström 1939) zeigen ähnlich tiefe, ja häufig sogar noch tiefere Werte, die zum Teil wohl durch Schmelzwässer hervorgerufen werden. Bemerkenswerterweise finden wir hier keine Beziehung zwischen pH und Leitfähigkeit, da der pH meist in der Höhe des Neutralpunktes liegt (Extreme der Maximalwerte 6,6 und 8,6). Es fehlen hier offenbar die Humussubstanzen, an denen sich der Ionenaustausch vollziehen könnte.

Einige Beachtung verdient auch die räumliche und zeitliche Sauerstoffverteilung im Rio Negro. Die Oberflächenwerte im oberen Rio Negro liegen höher als im Solimões, was wahrscheinlich seine Ursache in der geringeren Tiefe

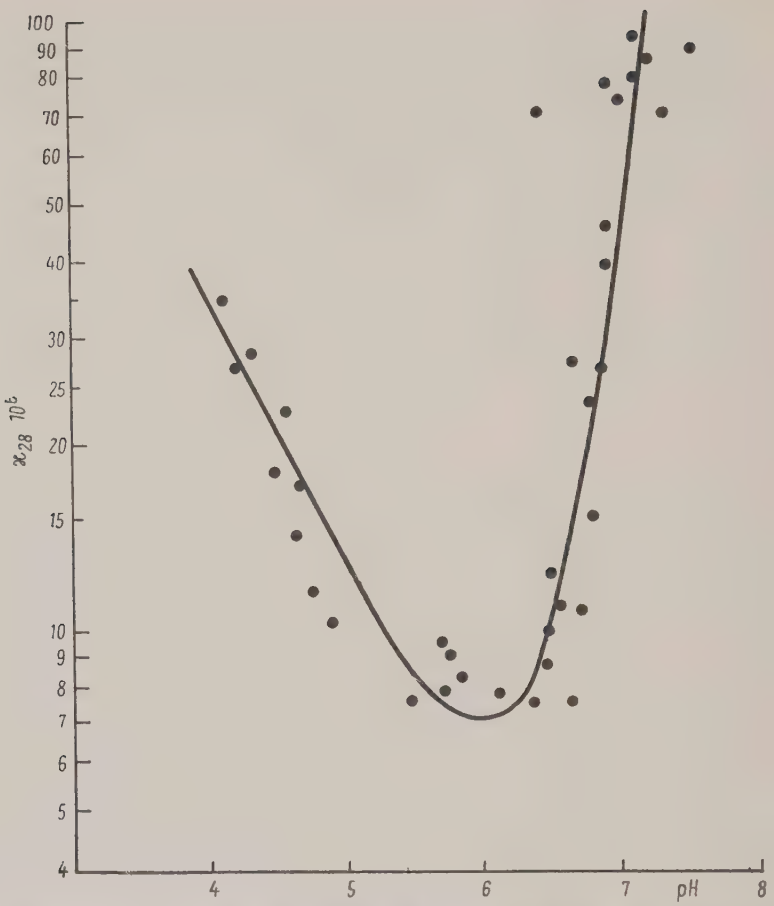


Abb. 6. Standardkurve der Beziehung zwischen pH und Leitfähigkeit im Untersuchungsgebiet.

dieses Flußabschnittes hat, durch die sich das Oberflächen-Volumen-Verhältnis zugunsten der ersten verschiebt.

Im Gebiet vor Manaus, wo der Rio Negro Tiefen über 40 m erreicht, sind die O_2-Sättigungswerte auch wieder viel geringer und zeigen, soweit sich dies aus den wenigen bisherigen Untersuchungen schließen läßt, einen ausgesprochene Jahresgang mit minimalen Werten im Juli. Um diese Zeit befindet sich der Wasserspiegel des Flusses bereits wieder im Sinken und saugt aus den umliegenden Überschwemmungswäldern das sauerstoffarme Tiefenwasser heraus (Tabelle 9).

Über die Ökologie und Physiologie der Überschwemmungswälder wird an anderer Stelle berichtet werden, hier sei nur die Schichtung des Tarumão miri, eines linksseitigen kleinen Nebenflusses des Rio Negro oberhalb Manaus wiedergegeben, um zu zeigen, wie stark hier die thermische und chemische Schichtung des Wassers ist.

Wenn man die kleinen Nebenflüsse des Rio Negro aufwärts fährt, kommt man nach einigen Kilometern in den Überschwemmungswald, der bei hohem Wasserstand einige Meter tief im Wasser steht, und nur die etwas tiefere Erosions-

Tabelle 9. Unterer Abschnitt des Tarumão miri am 17. April 1950, Vertikalschichtung

m Tiefe	° C	pH	$\varkappa_{25} \cdot 10^6$	O_2 mg/l	O_2 %
0	29,6	5,8	7,8	3,63	46,9
2	29,0	5,6	7,8	5,75	73,1
4	28,3	5,5	8,3	3,00	38,0
6	26,5	5,3	10,8	0,93	11,7
8	25,3	5,1	15,2	0,49	6,2
9 (Grund)	25,2	5,1	15,2	0,55	7,0

rinne des Flusses ist frei von Bäumen. Wie später ausführlich gezeigt werden wird, sobald meine Bearbeitung des Igaopó abgeschlossen ist, erwärmt sich das Wasser im waldfreien Teil des Flusses an der Oberfläche um 4 bis 5° C mehr als im Waldinneren, wo das Laubdach die Sonnenstrahlen abschirmt. Auf geringe Horizontalentfernung kommt es deshalb zu einem erheblichen Dichtegradienten, das schwere kältere Wasser bewegt sich am Boden der tiefen Rinne entlang abwärts, und warmes Oberflächenwasser wird in den Wald eingesaugt. Die thermische Schichtung aber ist wiederum der Grund dafür, daß sich eine chemische Schichtung erhält und verstärkt, wie sie in allen erfaßten Komponenten, vor allem aber im O_2-Gehalt, zum Ausdruck kommt.

Zum Schluß seien einige Lichtmessungen im Rio Negro angeführt, bei denen Filter verwendet worden sind. Die starke selektive Absorption des Lichtes im humusbraunen Wasser des Rio Negro macht es unerläßlich, nicht nur — wie im Solimões — mit einer Photozelle unter Verwendung einer Mattglasscheibe zu arbeiten. Es wurde daher mit vier Filtern gearbeitet, doch da mir diese erst gegen Schluß meines Aufenthaltes zur Verfügung standen, konnten nur einige Messungen in Überschwemmungswäldern durchgeführt werden, über die später gesondert berichtet werden soll. Im Rio Negro selbst wurde am 5. Mai 1959 auf der Höhe der Insel Marapatá (knapp oberhalb des Zusammenflusses mit dem Solimões) um 9 Uhr vormittags bei klarem Sonnenschein eine Meßserie durchgeführt. Es wurden die Lichtwerte ermittelt, die sich knapp unter der Wasseroberfläche sowie in 25, in 50 und in 75 cm Tiefe ergaben. Daraus wurde die Transmission bestimmt, in unserem Falle der Bruchteil des Lichtes, der bei der entsprechenden Wellenlänge nach Passieren eines Meters Wasser übrig blieb. Es ergaben sich folgende Zahlen:

Tabelle 10

Filter	Filterschwerpunkt in λ	Transmission als Bruchteil des eindringenden Lichtes
Grauscheibe	—	1/22
RG 7 (ultrarot)	?	1/16
RG 1 (rot).....	648	1/9
VG 9 (grün)	530	1/64
BG 12 (blau)	440	1/360

Wir erkennen die auch schon von anderen Humusgewässern bekannte Tatsache, daß die Lichtdurchlässigkeit — entgegen ungefärbtem Wasser — im Rot am größten und im Blau am geringsten ist, da die gelösten Humussubstanzen ihr Absorptionsmaximum im kurzwelligen Bereich des Spektrums haben.

Für den roten Wellenbereich, der im Rio Negro am geringsten absorbiert wird, ergibt sich nach Tabelle 10 für 1 m Wassertiefe $^1/_9$ der oberflächlichen Beleuchtungsstärke, für 2 m Tiefe daher $^1/_{81}$. Diese Beleuchtungsstärke dürfte etwa dem Kompensationspunkt entsprechen. Daraus folgt, daß in den Schwarzwässern des Rio Negro die planktische oder benthische Flora nur in den obersten beiden Meterschichten eine positive Assimilationsbilanz haben können. Wird zudem das Licht durch Bäume abgeschirmt, wie dies im Inneren der Überschwemmungswälder der Fall ist, so gerät hier das Licht auch oberflächennahe ins Minimum, und die Folge ist jene extreme Planktonarmut, wie sie für Überschwemmungswälder typisch ist.

Der Zusammenfluß von Solimões und Rio Negro

Wenige Kilometer unterhalb der Stadt Manaus findet der Zusammenfluß der beiden Riesenströme — jeder mehrere Kilometer breit — Solimões und Rio Negro statt. Wer diese Stelle vom Flugzeug aus gesehen und mit dem Schiff befahren hat, kommt — wie der Verfasser — leicht zur Überzeugung, daß diese Begegnung der Wassermassen — „encontro das aguas", wie sie die Eingeborenen nennen — hydrographisch zu den interessantesten Orten der Welt gehört. Es ist zu bedauern, daß es ALEXANDER v. HUMBOLDT versagt geblieben war, dieses einzigartige Phänomen zu sehen. Er mußte aus politischen Gründen seine Reise zum Amazonas bei San Carlos am obersten Rio Negro beenden und wieder den Orinoko abwärts fahren.

Fast auf den Zentimeter genau kann man die Grenze zwischen den beiden Wasserarten erkennen, dem lehmigweißen, trüben Wasser des Solimões und dem dunkelbraunen Wasser des Rio Negro. Wir geben hier noch einmal die Unterschiede zwischen den beiden Wasserarten wieder.

Tabelle 11. Die Wassereigenschaften von Solimões und Rio Negro, Ende April 1959

	Solimões	Rio Negro
° C (24. April 1959, 0 m) .	28,0 (15.30)	28,7 (16.00)
Wasserfarbe	lehmig graugelb	dunkelbraun
Sichttiefe	10—15 cm	100 cm
Licht in 25 cm Tiefe	10%	46%
pH	6,8	5,7
$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	64,0	9,46

Außerdem sind die beiden Ströme dadurch unterschieden, daß nur im Wasser des Solimões jene riesigen Massen schwimmender Wiesen aus *Eichhornia crassipes*, *Paspalum repens* und *Panicum spectabile* die Wasseroberfläche bedecken.

Beim Zusammenprall der beiden Ströme kommt es zu beträchtlicher Wellen- und Wirbelbildung. Hierdurch werden, wie besonders schön vom Flugzeug aus zu sehen ist, runde oder elliptische Wasserkörper vom Solimões abgeschnitten und liegen scharf umgrenzt im schwarzen Wasser des Rio Negro. Trotz dieser Erscheinung der immer weiter gehenden Zerklüftung des Solimões-Wassers kommt es jedoch zunächst noch zu keiner völligen Mischung der Wassermassen. Deutlich vom Flugzeug aus als getrennt zu erkennen, fließt der Rio Negro in der linken Hälfte des Flußbettes, der Solimões in der rechten. Dieses eigenartige Phänomen, das man übrigens auch unterhalb des Einflusses des Rio Branco in den Rio Negro beobachten kann, hatte bereits Pater SAMUEL FRITZ bemerkt.

In der Legende zu seiner Amazonaskarte schreibt er im Jahre 1691: „Das Wasser, das er (der Amazonas, d. Verf.) bis zu seiner Mündung in das Nordmeer unter der Gleicherlinie führt, ist immer weiß und trüb, nur nach der Mündung des Rio Negro (eines anderen Flusses, der sich mit ihm vereinigt) fließen beide Ströme, jeder mit seinem Wasser, entweder schwarz oder weißlich trüb nebeneinander und unterscheiden sich voneinander, als ob man in der Mitte des Flusses eine Linie gezogen hätte, bis dann nach einigen Meilen der Rio Amazonas den Rio Negro überwindet und das Wasser trüb macht" (Gicklhorn 1943).

Der Grund für diese Mischungsverzögerung ist leicht einzusehen. Die Wassermassen der beiden Flüsse sind so gewaltig, daß sie in ihren Dimensionen schon Meeresströmungen vergleichbar sind. Zu ihrer Durchmischung sind infolgedessen auch sehr große Energien nötig, die letzten Endes durch das Gefälle bereitgestellt werden müssen. Da dieses nun äußerst gering ist (20 bis 38 mm pro Kilometer), kann sich deshalb die Vermischung nur ganz allmählich vollziehen. Selbst 100 km flußabwärts — bei dem Ort Amatari bis ist noch immer keine vollständige Vermischung erreicht.

Um die Mischungsvorgänge zwischen Solimões und Rio Negro genauer zu studieren, wurde oberhalb und unterhalb des Zusammenflusses eine Reihe von Profilen durch den Fluß gelegt, indem vom Motorboot aus alle 2—5 Minuten eine Probe geschöpft wurde.

Die Topographie des Amazonas unterhalb des Zusammenstromes von Solimões und Rio Negro erschwert es außerordentlich, in einer einzigen Überquerung wirklich das ganze Flußwasser zu erfassen. Wie Abb. 7 zeigt, wird, noch bevor der Solimões mit dem Rio Negro zusammentrifft, ein Teil seines Wassers in den Paraná do Careiro geleitet, der durch die Varzea-Insel Ilha do Careiro gebildet wird. An der Stelle, wo dieser Paraná wieder in den Amazonas mündet, liegt abermals eine Insel (Ilha das Onças), und hinter der Insel wird ein Teil des Wassers am linken Flußufer durch den Paraná da Eva abgeleitet, der erst etwa 40 km weiter unten wieder in den Hauptstrom einmündet. Hinter dieser Stelle verengt sich der Amazonas bei der Ponta grossa auf wenig mehr als 1 km und erweitert sich hierauf trichterartig, um bei Amatari die Breite von etwa 10 km zu erreichen. Dieser Trichter von Amatari, bei dem kein Wasser durch einen Paraná seitlich ausweichen kann, bietet endlich die Voraussetzung für eine so weitgehende Wassermischung, daß nur mehr die in Tabelle 12 verzeichneten relativ geringen Unterschiede zwischen dem Wasser am linken und rechten Flußufer bestehen bleiben. Es ist dies auch die letzte Gelegenheit, die vermischte Wassermasse zu studieren, denn unterhalb von Amatari liegen die Inseln Amatari und die Ilha Grande Soriano, durch die der Amazonas wiederum in mehrere Kanäle gespalten wird. Am Ende der Ilha Grande Soriano aber mündet bereits das weiße Wasser des Madeira, durch welches die Verhältnisse wiederum unübersehbar kompliziert werden.

Im folgenden sind die Ergebnisse der Flußüberquerungen zusammengestellt: (Siehe Tabelle 12).

Betrachten wir diese Profile, die zum Teil auch in Abb. 8 dargestellt sind, so ist im einzelnen folgendes zu sagen: Profil A führt in der Hauptsache durch reines Solimões-Wasser. Unerklärlicherweise sinkt jedoch am rechten Ufer des Flusses, also dort, wo man es am wenigsten erwarten sollte, die Leitfähigkeit. Profil B führt durch reines Rio-Negro-Wasser und zeigt völlig gleichbleibende Leitfähigkeitswerte. Der Einfluß von Manaus ist hier nicht mehr bemerkbar. Profil C liegt im Kontaktgebiet selbst und zeigt die hier auf kürzeste Entfernungen auftretenden großen Schwankungen der Leitfähigkeit.

Abb. 7. Karte des unteren Rio Negro, des unteren Solimões und des Mischgebietes der beiden Flüsse mit den in Tabelle 12 angegebenen Profilen.

Tabelle 12

A. Solimões, bei Ilha dos Marchantes, 28. April 1959, Probeentnahme in 5 Minuten Abstand, vom linken zum rechten Flußufer:

$\varkappa_{28} \cdot 10^6$: 63,9 63,9 63,9 63,9 61,9 52,9 42,2

B. Rio Negro, 28. April 1959, bei der Ölraffinerie, vom linken zum rechten Ufer:

$\varkappa_{28} \cdot 10^6$: 9,43 9,42 9,42 9,42 9,42

C. Amazonas am Zusammenfluß von Solimões und Rio Negro, 24. April 1959, von links nach rechts, Probeentnahme in 2,5 Minuten Abstand:

° C	28,6	28,3	28,6	28,1	28,0	28,0
$\varkappa_{28} \cdot 10^6$	9,46	29,65	23,9	56,64	52,2	50,8
pH	6,1	6,0	6,6	6,6	6,8	6,8

D. Amazonas oberhalb des Leuchtturmes, ca. 20 km unterhalb des Rio-Negro-Einstromes, 22. April 1959, von links nach rechts, Probeentnahme in 5 Minuten Abstand:

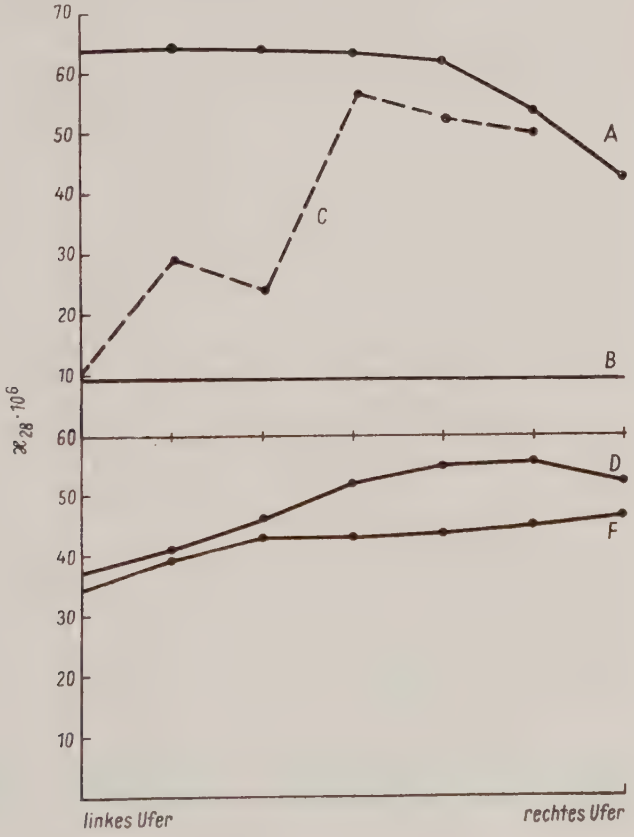
$\varkappa_{28} \cdot 10^6$: 38,1 41,3 46,12 52,9 55,2 55,9 52,9

E. Amazonas bei Ilha da Eva, 2. Mai 1959, von links nach rechts, Probeentnahme alle 5 Minuten:

$\varkappa_{28} \cdot 10^6$: 36,06 46,12 52,2 52,2

F. Amazonas bei Amatari am 7. Mai 1959, Probeentnahme in 4 Minuten Abstand:

$\varkappa_{28} \cdot 10^6$: 35,5 40,0 43,2 42,6 44.6 45,7 47,3



bb. 8. Leitfähigkeit längs der Abb. 7 eingetragenen Profile gl. auch Tabelle 12).

Große Unterschiede zwischen dem linken und dem rechten Ufer finden wir auch noch auf Profil D. Es durfte angenommen werden, daß das Wasser auch vertikal nicht homogen ist und tatsächlich wurden zwischen 0 und 50 m (Grund, etwa bei 80 m Tiefe) Leitfähigkeitsschwankungen zwischen 30 und $43 \cdot 10^{-6}$ festgestellt. Bei Profil E war es nicht anders, da wenig oberhalb dieser Stelle der Amazonas in einen linken und einen rechten Flußarm gespalten war. Auch bei Profil F waren — wie schon erwähnt — die Unterschiede noch nicht verschwunden, das mittlere Flußgebiet wies jedoch bereits ziemlich gleichmäßige Werte auf.

Die extrem großen Unterschiede in der Leitfähigkeit des Solimões und des Rio Negro geben die Möglichkeit, aus dem Wert für den Solimões, für den Rio Negro und aus dem für das Mischwasser das Verhältnis der Wassermassen zu errechnen, in dem sich die beiden Flüsse am Amazonas beteiligen.

Bisher dürften noch keine ernsthaften Versuche unternommen worden sein, das gegenseitige Verhältnis der Wassermassen zu ermitteln, in dem sich Solimões und Rio Negro an der Wasserführung des Amazonas beteiligen. Bei den Einheimischen, sofern sie sich über solche Fragen Gedanken machen, gehen die Schätzungen weit auseinander. In der Regel wird dem Solimões der größere Anteil zugesprochen, was sich auch in der Tatsache ausdrückt, daß außerhalb Amazoniens der Solimões als Amazonas bezeichnet wird. Es fehlt jedoch nicht an Stimmen, die dem Rio Negro wegen der im Durchschnitt weit größeren Breite seines Bettes — die stellenweise 20 km überschreitet — den Vorrang geben. Da solche Schätzungen weder die Tiefe des Strombettes noch die Strömungsgeschwindigkeit berücksichtigen, kommt ihnen nicht einmal der Größenordnung nach Bedeutung zu.

Voraussetzung für die Anwendbarkeit der Methode, aus der Leitfähigkeit das Mischungsverhältnis zu errechnen, ist die Annahme, daß durch die Mischung selbst keine Änderung der Leitfähigkeit durch Sekundärvorgänge eintritt. Nun hat das Wasser des Rio Negro einen pH von 5,7 und große Menge gelöster Humusstoffe, der pH des Solimões beträgt 6,8, und das Wasser ist überaus reich an anorganischen Trübungsstoffen. Infolge dieser Unterschiede der beiden Wasserarten mußte mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß es bei Vermischung zu Lösungen oder Fällungen kommen könnte, die Einfluß auf die Leitfähigkeit nehmen. Ob und in welchem Ausmaß dies jedoch der Fall ist, konnte nur durch Mischungsversuche erwiesen werden. In einem solchen wurde Wasser vom Rio Negro und vom Solimões im Verhältnis von 1 : 1 gemischt. Die sofort bestimmte Leitfähigkeit betrug $33{,}6 \times 10^{-6}$; am folgenden Tag war sie auf $34{,}8 \times 10^{-6}$ angestiegen und blieb weiterhin konstant. Der errechnete Sollwert betrug $36{,}23 \times 10^{-6}$ und lag somit nur geringfügig über dem gefundenen.

Zum gleichen Ergebnis führten auch Mischungsversuche von Amazonas-Wasser ($\varkappa_{28} \cdot 10^6 = 52{,}7$) mit Wasser vom oberen Rio Negro ($\varkappa_{28} \cdot 10^6 = 9{,}6$). Die Mischung des Wassers im Verhältnis von 1 : 1 ergab einen Wert von $\varkappa_{28} \cdot 10^6$ von 30, der Sollwert betrug 31,1. Auch 10 Tage nach der Mischung hatte sich nichts geändert.

Selbst als das Amazonas-Wasser mit dem destillierten Wasser ($\varkappa_2 \cdot 10^6 = 4$) im Verhältnis von 1 : 1 vermischt wurde, betrug der Wert des Mischwassers 29,2 (Sollwert 28,5) und änderte sich in 10 Tagen nicht im geringsten.

Es darf somit gesagt werden, daß die sekundären Änderungen, welche die Leitfähigkeit des Wassers erfahren, wenn sich Solimões und Rio Negro mischen, so geringfügig sind, daß sie als Fehlerquelle nicht beachtet zu werden brauchen. Die einzigen wirklichen Schwierigkeiten ergeben sich — wie bemerkt — einerseits aus den überaus komplizierten topographischen Verhältnissen und andererseits aus der sehr stark verzögerten Vermischung der Wassermassen, die im Bereich der Binnengewässer nicht ihresgleichen haben dürfte.

Der Mittelwert der spezifischen Leitfähigkeit im oben dargestellten Profil F betrug 42,7 $\times 10^{-6}$. Zusammen mit den beiden Werten für den Solimões und den Rio Negro können wir nach der bekannten Kreuzregel aus der Differenzbildung zwischen den Werten Solimões — Mischwasser und Mischwasser — Rio Negro nach folgendem Schema das Mischungsverhältnis berechnen:

$$\begin{array}{ccc} 64{,}0 & & 32{,}24 \\ & 42{,}7 & \\ 9{,}46 & & 21{,}3 \end{array}$$

Somit besteht der Amazonas zur Zeit der Untersuchung zu 32,2 Teilen aus Solimões-Wasser und zu 21,3 Teilen aus Wasser, das dem Rio Negro entstammt. Abgerundet beteiligt sich also der Solimões mit 60, der Rio Negro mit 40% an der Wassermasse des Amazonas.

Da das in die Flüsse abgeführte Wasser dem Überschuß aus Niederschlag über Verdunstung entspricht, dieser Überschuß jedoch bei ausgeprägten Regen- und Trockenzeiten einem jahreszeitlichen Wechsel unterworfen ist, darf erwartet werden, daß der Jahresgang der Leitfähigkeit des Mischwassers einen Einblick in das gegenseitige Verhältnis der Wasserbilanzen der Einzugsgebiete beider Flüsse ermöglicht.

Solimões und Rio Negro sind nicht das einzige Flußpaar Amazoniens, das sich für derartige Untersuchungen eignet. Wie erwähnt (vgl. S. 57), lassen sich ähnliche Berechnungen auch zwischen Ucayali und Marañon (Peru), zwischen Rio Negro und Rio Branco und zwischen Tapajoz und Amazonas durchführen.

Somit dürften aus der elektrischen Leitfähigkeit die zeitlichen und räumlichen Änderungen abzulesen sein, die der Wasserbilanz im Mosaik der Einzugsgebiete des Amazonassystems zukommen.

Zusammenfassung

In den Monaten Oktober, November und Dezember 1956, im Januar 1957 und im März, April und Mai 1959 wurden im Gebiet des Amazonas und einiger seiner Nebenflüsse Untersuchungen über Temperatur, pH, elektrische Leitfähigkeit, Sauerstoff und Beleuchtungsstärke durchgeführt. Über einen Teil der Ergebnisse wird in vorliegender Arbeit berichtet. Sie können in folgende Punkte zusammengefaßt werden:

1. Im Oberlauf des Amazonas (Peru) ist das Wasser fast neutral und relativ reich an Elektrolyten (Tabelle 1). Nach den vorliegenden Stichproben der elektrischen Leitfähigkeit scheint der Ucayali doppelt so viel Wasser dem Amazonas zuzuführen wie der Marañon. Genauere Messungen sind jedoch zur Prüfung dieses Befundes nötig.

2. Von Iquitos bis zur Einmündung des Rio Negro nimmt — infolge Einstrom zahlreicher elektrolytarmer Nebenflüsse — die Leitfähigkeit des Solimões etwa um die Hälfte ab.

3. Eine thermische und chemische Schichtung ist im Solimões nicht nachzuweisen (Tabelle 3).

4. Der Elektrolytgehalt des Solimões ist seiner Trübung proportional, die Streuung ist jedoch beträchtlich, da der Trübungsgrad vom Bewegungszustand des Wassers abhängt, die Leitfähigkeit nicht.

5. Bei hohem Wasserstand ist — infolge Verdünnung mit Regenwasser — die Leitfähigkeit des Solimões geringer als bei tiefem.

6. In Seen, welche mit dem Fluß in Verbindung stehen, kann es durch Wässer, welche von der Terra firme herbeiströmen, zu einer ziemlich scharfen Grenze zwischen dem Weißwasser des Solimões und Schwarzwasser kommen. Bei steigendem Wasserstand kann hier der Elektrolytgehalt des Wassers der Seen ansteigen. Er verhält sich im Jahresverlauf also umgekehrt wie das Flußwasser.

7. Der Rio Madeira (Tabelle 6) entspricht in seinem Elektrolytgehalt etwa dem Solimões. Auch seine Leitfähigkeit nimmt in Richtung des Flußlaufes ab.

8. Der obere Rio Negro (Tabelle 7) besitzt Leitfähigkeitswerte, die etwa zehnfach niedriger sind als die des Solimões. Das Wasser ist stark sauer und durch gelöste Humusstoffe dunkelbraun gefärbt. Etwa doppelt so hoch ist die Leitfähigkeit des Cassiquiare, des obersten Orinoko und des Rio Branco, die aus den Urgebirgen Guianas herabströmen. Diese Werte sind etwa achtmal geringer als die des Ucayali, der die jung aufgefalteten Anden entwässert.

9. Der untere Rio Negro bei Manaus zeigt weder in der Temperatur noch im pH einen ausgesprochenen Jahresgang. Auch eine Tiefenschichtung ist kaum ausgeprägt. Die Werte für die elektrische Leitfähigkeit (Tabelle 8) entsprechen jenen des oberen Rio Negro. In dieser Beziehung zeigt der Rio Negro keine mit dem Flußlauf gerichteten Änderungen. Die Zufuhr des etwas elektrolytreicheren Wassers des Rio Branco vermag den Elektrolytgehalt des Rio Negro kaum zu erhöhen. Im Jahresverlauf streuen die Werte beträchtlich, lassen jedoch keinen Jahresgang erkennen. Dies wird darauf zurückgeführt, daß im Einzugsgebiet Regen- und Trockenzeiten nur wenig ausgeprägt sind.

10. Die Stadt Manaus erhöht den Elektrolytgehalt des Rio Negro um etwa 20%, der Einfluß bleibt jedoch auf das ufernahe Flußwasser beschränkt und läßt den Fluß in seiner Gesamtheit unberührt. Infolge der gewaltigen Dimension der vorbeifließenden Wassermassen bestehen Gefahren für Verunreinigungen des Flusses durch Abwässer zur Zeit noch nicht.

11. Die Standardkurve für die Beziehung zwischen Leitfähigkeit und pH ist in Abb. 6 wiedergegeben. Ihr absteigender Ast wird auf Austauschvorgänge zurückgeführt, denn austauschende Humussubstanzen geben H-Ionen nur ab, wenn vom Wasser hinreichend andere Kationen geboten werden. Der aufsteigende Ast stellt die normale Beziehung dar, wonach der pH mit steigendem Bicarbonatgehalt zunimmt.

12. Das Oberflächenwasser des oberen Rio Negro ist etwas reicher an Sauerstoff als der obere Solimões, die Untersättigung ist jedoch in allen Fällen beträchtlich und deutet auf eine hohe O_2-Zehrung hin. Vor Manaus ist gegen die Wassertiefe zu oft eine Abnahme des O_2-Gehaltes festzustellen. Soweit dies aus den bisher vorliegenden Untersuchungen beurteilt werden kann, scheint im Juli ein Sauerstoffminimum im Rio Negro vorhanden zu sein. Um diese Zeit strömen aus den umliegenden Überschwemmungswäldern sauerstoffarme Wassermassen in den Hauptfluß, da dessen Wasserstand zu sinken beginnt.

13. In kleinen Nebenflüssen ist eine sehr deutliche Schichtung zu erkennen (Tabelle 9). Im Schatten der Überschwemmungswälder erwärmt sich die Wasseroberfläche nicht so stark wie die unbeschatteten Flußpartien. Es kommt zu einem horizontalen Wärme- und Dichtegradienten, demzufolge das kühlere Wasser in die Tiefen der Erosionsrinnen sinkt und hier abwärts wandert. Die thermischen

Schichtung erhält und fördert die chemische Schichtung. Das Tiefenwasser ist reicher an Elektrolyten und sehr sauerstoffarm.

14. Messungen der Beleuchtungsstärke mit Filtern im Rio Negro ergaben die größte Transmission im Rot, die geringste im Blau, entsprechend dem hohen Absorptionsvermögen der gelösten Humusstoffe im kurzwelligen Bereich des Spektrums. Beschattung und hohe Lichtabsorption sind Ursachen des Fehlens von Phyto- und Zooplankton im Überschwemmungswald.

15. Die Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit — wahrscheinlich die wichtigste Methode in der Amazonas-Limnologie — gibt die Möglichkeit, aus den Werten für den Solimões, für den Rio Negro und für das Mischwasser das Verhältnis der Wassermassen zu bestimmen, in dem sich Solimões und Rio Negro im Amazonas vereinigen.

Als Schwierigkeit stellt sich dieser Methode die äußerst verzögerte Mischung der Wassermassen entgegen, die ihre Ursache im geringen Gefälle der Flüsse hat. Die Profile, welche durch die Flüsse gelegt wurden (Abb. 8), lassen erkennen, daß erst etwa 100 km unterhalb des Zusammenflusses der beiden Ströme die Mischung hinreichend vollzogen ist. Bei Anwendung der „Kreuzregel" ergibt sich, daß sich zur Zeit der Untersuchung (Ende April, Anfang Mai 1959) der Solimões etwa mit 60, der Rio Negro mit 40 % an der Wassermasse des Amazonas beteiligen. Voraussetzung für die Anwendbarkeit dieses Verfahrens ist, daß durch die Mischung keine sekundären Änderungen der Leitfähigkeit eintreten. Die experimentelle Prüfung ergab, daß künstlich erzeugtes Mischwasser in seiner Leitfähigkeit etwa dem Sollwert entsprach und diesen auch beibehielt.

Resumo em Portugues

Pesquisas limnologicas na confluencia dos Rios: Negro e Amazonas (Solimões)

No decorrer dos meses de outubro, novembro e dezembro de 1956, em janeiro de 1957 e mais uma vez em março, abril e maio de 1959 fizeram-se, na região do Rio Amazonas e de alguns dos seus afluentes, análises de temperatura, de pH, de condutibilidade elétrica, de oxigênio e de iluminaçáo. O trabalho presente visa dar informações sobre uma parte dos resultados obtidos os quais podem resumir-se nos seguintes pontos:

1. Na parte superior do Amazonas (Peru) a água é quase neutra e relativamente abundante em electrólitos (ver Tabela 1). Em conformidade com os resultados obtidos através de várias provas relativas à condutibilidade elétrica feitas ao caso, o rio Ucayali, comparado ao Marañon, parece abastecer o Amazonas com uma quantidade de água duas vezes maior. Para poder examinar a exatidão desta averiguação será, porém, necessário fazerem-se medições mais precisas.

2. Devido à desembocadura de numerosos afluentes pobres em electrólito, a condutibilidade do Rio Solimões, desde Iquitos até ao ponto em que o Rio Negro ele desemboca, diminui por aproximadamente a metade dos valores normais.

3. Não se puderam averiguar no Solimões camadas térmicas e químicas (ver Tabela 3).

4. A percentagem electrolítica das águas do Solimões é proporcional à sua turvação, sendo a sua difusão, no entanto, considerável, visto o grau de turvação depender da movimentação da água enquanto a condutibilidade não está dependente deste fator.

5. Com nível de água alto, a condutibilidade do Solimões é consideràvelmente mais limitada do que quando for baixo.

6. Devido às águas afluentes da terra firme, pode chegar a haver, nos lagos ligados ao rio, uma linha divisória bastante nítida entre as águas brancas do Solimões e as águas negras. Com o nível de água subindo, pode haver também um aumento da percentagem electrolítica da água dos lagos, mostrando, portanto, no decurso de um ano, características opostatas às da água do rio.

7. A percentagem electrolítica do Rio Madeira (ver Tabela 6) corresponde aproximadamente à do Rio Solimões. Diminui também a condutibilidade deste, com a direção do curso que o rio toma.

8. A parte superior do Rio Negro (ver Tabela 7) possui valores de condutibilidade aproximadamente dez vezes mais baixos do que o Rio Solimões. A água é fortemente ácida, mostrando uma côr castanhoescuro devido à existência de partículas de terra vegetal dissolvidas. Aproximadamente o doubro em condutibilidade encontramo-la no Rio Cassiquiare, na parte superior do Rio Orinoko e do Rio Branco que correm das serras primitivas da Guiana. Estes valores são aproximadamente oito vezes mais baixos do que os do Rio Ucayali que desagua os jovens Andes dobrados.

9. A parte inferior do Rio Negro nas proximidades de Manaus destaca-se no seu curso dentro de um ano nem no que diz respeits à temperatura nem no que diz respeito aos valores pH por sensiveis alterações. Quase nulas são também eventuais camadas de profundidade. Os valores de condutibilidade elétrica (ver Tabela 8) correspondem àqueles averiguados na parte superior do Rio Negro. No que diz respeito a este aspeto, o Rio Negro nao sofre alterações, condicionadas eventualmente pelo curso das suas águas. A contribuição do Rio Branco com a sua água um pouco mais abundante em electrólito não é de indole a poder aumentar muito a percentagem electrolitica do Rio Negro. No decorrer do ano, os valores variam consideràvelmente, sem deixar transparecer oscilações anuais fixas.

10. A contribuição da Cidade de Manaus, no que diz respeito ao aumento da percentagem electrolitica do Rio Negro, é de 20%, estando a sua influência, no entanto, limitada à água do rio que corre perto das margens, não influenciando assim o rio na sua totalidade. Devido à imensidade das águas que alí passam, atualmente ainda não se pode falar de perigos de impurezas no rio eventualmente condicionadas por despejos.

11. A curva-norma elucidando as relações entre a condutibilidade e os valores pH vê-se reproduzida na ilustração No. 6. O seu ramo descendente atribui-se a processos de permutação porque substâncias de terra vegetal com faculdades permutadoras apenas cedem iones de hidrogênio quando a água estiver em condições de por seu lado poder oferecer suficientes cationtes de outros tipos. O ramo ascendente reproduz a relação normal segundo a qual a percentagem de pH aumenta conforme o conteudo crescente de bicarbonato.

12. As águas de superfície da parte superior do Rio Negro é um pouco mais abundante em oxigênio do que a parte superior do Rio Solimões, sendo o grau de saturação em todos os casos altamente insuficiente, fato este que indica um grande consumo de O_2. Perto de Manaus, nos pontos onde a profundidade da água aumenta, pode-se verificar muitas vezes uma diminuição da percentagem de O_2. Pelos resultados até agora colhidos parece haver no Rio Negro um mínimo de oxigênio no mês de julho. Por essa altura, grandes quantidades de água com

ouco oxigênio vêm correndo dos matos inundados, enchendo o rio principal ujo nível começa a descer.

13. Nítidas camadas poedem ser distinguidas em afluentes pequenos (ver abela 9). A sombra existente nos matos inundados, a superfície da água não quece tão fortemente como nas partes do rio onde ela não existe. Daí resulta um radiente horizontal de calor e de densidade pelo qual a água mais fria desce té alcançar as calhas de erosão, dalí andando rio abaixo. A camada térmica iantém e promove a camada química. A água nas profundidades é mais abundante m electrólitos, possuindo muíto pouco de oxigênio.

14. Medições no Rio Negro feitas por meio de filtros para examinar a situação o iluminamento resultaram em que a maior transmissão fosse em vermelho, a ienor em azul, conforme o alto poder absorvente das partículas de terra vegetal issolvidas dentro da esfera do espectro de ondas curtas. A existência de sombra uma absorvência alta de luz são as razoes que condicionam a falta de phyto- e oo-plânctones nos matos inundados.

15. A determinação da condutibilidade elétrica — provàvelmente o método iais importante dentro da limnologia do Amazonas — proporciona a possibilidade e, pelos valores referentes ao Solimões, ao Rio Negro e às águas mistas, poder eterminar a proporção da quantidade das águas com as quais o Solimões e o Rio Negro entram para formar o Amazonas.

A aplicação deste método opõe-se como dificuldade considerável a lentidão om que estas águas se misturam, fenómeno este que se deve à corrente pouco ápida dos rios. Os perfis lançados através destes rios (ver illustr. 8), deixam ransparecer que só 100 km abaixo do encontro das águas dos dois rios a sua istura está sendo suficientemente realizada. Aplicando a „Kreuzregel" (regra e cruz ou cruzada) vê-se que, na altura em que as pesquisas foram levadas a abo (fins de abril, começo de maio de 1959), o Solimões entra no Amazonas com)%, sendo a contribuição do Rio Negro de 40%. A condição prévia para a olicabilidade deste processo é que a mistura das águas não condicione modifiações secundárias da condutibilidade. O exame experimental mostrou que água isturada artificialmente produzida correspondia aproximadamente na sua conitibilidade ao valor teórico, mantendo o mesmo também depois.

Literatur

ESSNER, Fr., 1957: Die Beziehung zwischen pH und lektrolytischem Leitvermögen in den Gewässern des Rio-Negro-Gebietes. Die Naturwissenschaften **44**, 258/59.

1959: Hydrobotanik Bd. II. Berlin W 8 (Deutscher Verlag der Wissenschaften).

ICKLHORN, J., u. R., 1943: Im Kampf um den Amazonenstrom. Das Forscherschicksal des P. Samuel Fritz. Prag (Verlag Noebe & Co.).

NOCH, K., 1930: Handbuch der Klimakunde, Teil II G.

ÜNSTER STRÖM, K., 1939: Conductivity and reaction in Norwegian lake waters. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. usw. **38**, 250—261.

OLI, H., 1955: Beiträge zur regionalen Limnologie des Amazonasgebietes III. Über einige Gewässer des oberen Rio-Negro-Gebietes. Arch. f. Hydrobiol. **50**, 1—32.

1956: Über Natur und Mensch im brasilianischen Amazonasgebiet. Erdkunde **10**, 89—109.

ARESCHI, V., 1959: Geschichtslose Ufer. München (Verlag Bruckmann).

Prof. Dr. Fritz Gessner
Botanisches Institut der Universität
München 19, Menzinger Straße 67

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	81—99

Regina Elbertzhagen-Beil

EIN STOFFWECHSELPHYSIOLOGISCHER BEITRAG ZUM HETEROPHYLLIEPROBLEM BEI WASSERPFLANZEN

(Untersucht an den Sommer- und Winterblättern von *Ceratophyllum*)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 81
II. Material und Methodik 82
III. Versuchsergebnisse 86
Trockensubstanzgehalt 86
Gesamtstickstoff und Stickstofffraktionen 86
Gesamtphosphat und Phosphatfraktionen 88
Stickstoff-Phosphat-Verhältnisse 89
Prozentuale Anteile der Stickstoff- und Phosphatfraktionen am Gesamt-N und -PO_4 90
Reduzierende Zucker 90
Nucleinsäuren 91
Atmung und Photosynthese 91
Kälteversuche und Zentrifugenversuche 93
Osmotischer Wert und Plasmolyse 93
Versuche zur Umstimmung der Blattbildung 93
IV. Diskussion 94
Zusammenfassung 97
Literatur 98

I. EINLEITUNG

Die Heterophyllie, d. h. die verschiedene anatomische und morphologische Ausgestaltung der Blätter unter verschiedenen Umweltsbedingungen ist eine bei amphibischen Pflanzen allgemein verbreitete und viel bearbeitete Erscheinung (Literaturzusammenstellung bei Gessner 1955).

Nun bieten aber das Wasser einerseits, die Luft andererseits als Milieu, in dem sich die Blätter entwickeln, in jeder Hinsicht so grundsätzliche Unterschiede, daß es nicht leicht ist, Kausalzusammenhänge zwischen Milieu und Blattgestalt aufzudecken. Wesentlich einfachere Bedingungen finden wir dagegen, wenn Verschiedenblättrigkeit bei stets submers entwickelten Blättern auftritt, wie dies von *Ceratophyllum*-Arten bekannt ist. Die Winterblätter sind hier mit dicken und kurzen Zipfeln versehen (Abb. 1), wogegen die Sommerblätter lange zarte Glieder besitzen. Die relative Häufigkeit des Auftretens beider Blattformen geht aus Abb. 2 hervor, die auch erkennen läßt, daß in langen Übergangsperioden

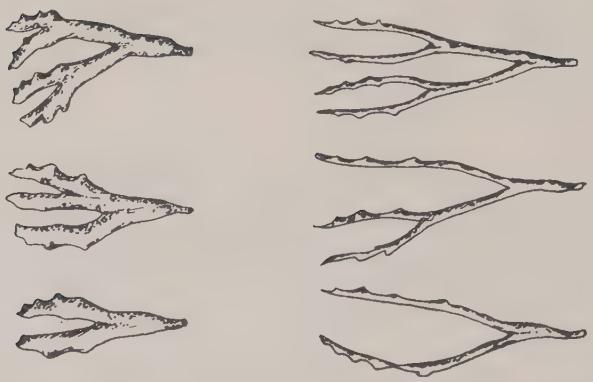


Abb. 1. *Ceratophyllum demersum*, links drei Winterblätter (Wi.Bl.), rechts drei Sommerblätter (So.Bl.), etwa zweifach vergrößert.

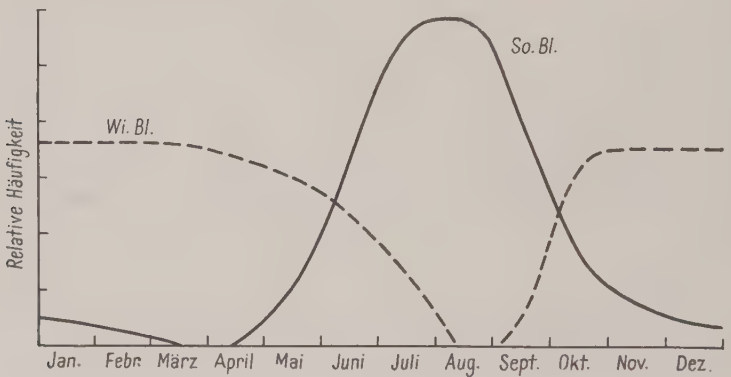


Abb. 2. Jahreszeitliche Verteilung der relativen Häufigkeit der Sommer- und Winterblätter im Weßlinger-See (Oberbayern).

Sommer- und Winterblätter gemeinsam vorkommen und sich in der Regel auch auf demselben Sproß entwickeln (Abb. 3). In vorliegender Arbeit wurde erstmals versucht, bei diesem Blattyp eine möglichst weitreichende Analyse der stoffwechselphysiologischen Unterschiede durchzuführen, um eine Verbindung zwischen physiologischer und morphologischer Betrachtung anzubahnen[1]).

II. MATERIAL UND METHODIK

Als Material diente *Ceratophyllum demersum* L., da es, wie schon erwähnt, ausgeprägte Heterophyllie aufweist, jedoch dauernd submers lebt, so daß das Medium als formbeeinflussender Faktor von vornherein ausgeschlossen werden kann.

Es entstammte einem kleinen eutrophen See in der Nähe Münchens (Wesslinger-See) und fand sich dort meist in großen Mengen von Ende April bis Ende Oktober

[1]) Die Arbeit wurde als Dissertation am Botanischen Institut der Universität München durchgeführt. Für die Stellung des Themas und ständige Betreuung danke ich Herrn Prof. Dr. FRITZ GESSNER.

Abb. 3. Wirtel von Winter- und Sommerblättern am gleichen Sproß von *Ceratophyllum demersum*.

am Südostufer einer bewaldeten Bucht mit stark verschlammtem Untergrund. Die Pflanzen wurden während ihrer Hauptvegetationszeit von dort eingeholt und in einem Gewächshaus auf der Nordseite des Institutsgebäudes bei diffuser Beleuchtung in Aquarien mit Flußwasser bis zur Aufarbeitung kurze Zeit untergebracht.

Die Pflanzen zeigten insofern eine starke Verschiedenheit in der Ausbildung ihrer Blätter, als sie vom Beginn ihrer Vegetationszeit an (April) bis etwa Anfang September nur die zarten, dünnen, als „Sommerblätter" (So.Bl.) zu bezeichnenden Organe ausbilden, wie sie bereits von SCHRÖTER (1917) in der 3. Abteilung des 1. Bandes der „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas" (vgl. KIRCHNER, LÖW und SCHRÖTER 1917) und von GLÜCK (vgl. GLÜCK 1924) beschrieben wurden. Die diese Blätter tragenden „Sommersprosse" (So.Spr.) schwimmen frei an der Oberfläche und gehen Anfang September zur allmählichen Ausbildung kräftiger, derber, sukkulent-spröder Blätter über, die aber durch Zwischenformen mit den Sommerblättern verbunden sind (vgl. Abb. 1). Sie wurden ebenfalls von SCHRÖTER und von GLÜCK beschrieben und dort als „Winterblätter" (Wi.Bl.) bezeichnet. Die Wi.Bl.-tragenden Internodien bleiben kurz, die unteren, So.Bl.-

tragenden Sproßstücke sterben allmählich ab, und zurück bleiben 4 bis 8 cm lange Sproßstücke mit gestauchten Internodien, mit Winterblättern dicht besetzt. Ab Ende Oktober sind sämtliche *Ceratophyllum*-Pflanzen von der Wasseroberfläche verschwunden und auf Grund gesunken, wo sie, von Schlamm zum Teil verdeckt, in dieser Form den Winter überdauern. Im nächsten Frühjahr beginnen sich die Internodien zu strecken. Gleichzeitig entwickeln sie ohne Bildung von Zwischenformen neue Sommerblätter. Die Pflanzen stehen dann meist senkrecht im Wasser und werden am unteren Ende noch im Schlamm festgehalten. Nach einiger Zeit werden die Pflanzen vom Grund losgelöst, und zwar zum Teil einfach deshalb, weil die im Schlamm verankerten Teile absterben und verwesen, teils auch durch stärkere Wasserbewegung. Im Laufe des Sommers sterben auch die übrigen Winterblätter ab, so daß im Hochsommer nur Sprosse mit Sommerblättern zu finden sind. Blüten traten an unserem Material im Juli und August auf, also unter ausgesprochenen Langtagsverhältnissen.

Zur qualitativen und quantitativen Analyse der Unterschiede im Stoffwechsel der beiden Blattformen wurden Trockensubstanzgehalt, Stickstoff- und Phosphatgehalt (Gesamt- und fraktioniert) sowie die Intensität der apparenten Photosynthese und der Atmung bestimmt, und zwar so, wie im folgenden beschrieben:

Die Trockengewichte der Blätter wurden zu verschiedenen Jahreszeiten nach 12stündigem Trocknen bei 105° C bestimmt und zur Gesamt-N- und -PO_4-Analyse weiter verarbeitet.

Zur Bestimmung des Stickstoffgehaltes nach Kjeldahl kam die Apparatur nach Parnass und Wagner zur Verwendung, als Maßflüssigkeiten $\frac{n}{50}$ NaOH und $\frac{n}{50}$ HCl, als Indikator Methylrot-Methylenblau. Die PO_4-Bestimmung erfolgte nach Martland und Robinson kolorimetrisch im Eppendorf-Photometer, mit Filter 578 mμ.

Um eventuelle N-Verluste durch das Trocknen festzustellen, wurden die Versuche auch mit Frischmaterial, ohne vorausgegangene Trocknung durchgeführt. Es ergab sich ein geringer Unterschied von 0,4% bei den So.Bl. und 0,1% bei den Wi.Bl., der jedoch innerhalb der Fehlergrenze liegt, so daß durch das Trocknen keine nennenswerten Verluste eintraten.

Für beide Bestimmungen mußten N und PO_4 in anorganische Form übergeführt werden. Das geschah durch Aufschluß des abgewogenen Materials in Mikro-Kjeldahl-Kölbchen mit 3 ml 33%iger Schwefelsäure und einigen Tropfen Perhydrol. Nach Abkühlen und Verdünnen mit Wasser wurde noch 20 min im Wasserbad gekocht, zur Zerstörung des eventuell gebildeten Metaphosphats.

Auf ähnliche Art ergaben sich die Werte für N- und PO_4-Verbindungen, die teils in 10%iger Trichloressigsäure löslich, teils darin unlöslich sind. Das zur Untersuchung kommende Frischmaterial wurde hierzu durch Zerreiben mit 3×5 ml eisgekühlter Trichloressigsäure und jeweiliges Abzentrifugieren extrahiert.

Eine weitere Unterteilung erfolgte durch eine fraktionierte Extraktion in Anlehnung an Ogur und Rosen in abgeänderter Form. So.Bl. und Wi.Bl. wurden wie bei allen derartigen Versuchen sorgfältig und schonend von Verunreinigungen befreit und zum Erhalten guter Durchschnittswerte miteinander vermengt. Nachdem das so gewonnene Material in Portionen von etwa 1,5 g Frischgewicht aufgeteilt und genau gewogen worden war, kam es zunächst mit eisgekühlter 10%iger Trichloressigsäure zur Extraktion. Fraktion I (TES). Der abzentrifugierte Rückstand ergab durch zweimaliges Erhitzen im Rückflußkühler auf dem Wasserbad mit jeweils 10 cm³ eines Methanol-Äthyläthergemisches (3:1) und anschließendes Absaugen durch Porzellanfiltertiegel AI Fraktion II (AÄ). Eine Behandlung des verbleibenden Rückstandes mit 3×5 ml heißer 0,5 n Perchlorsäure 30 Minuten lang bei 75° C und Absaugen in Porzellanfiltertiegeln trennte Fraktion III ab (PCS). Der Rückstand stellte Fraktion IV dar (Rückstand). Jede der vier Fraktionen wurde nach vorsichtigem Abdampfen des Extraktionsmittels und Aufschluß im Mikro-Kjeldahl-Kölbchen, wie oben beschrieben, auf N und PO_4 untersucht. Aus Fraktion III wurden außerdem die enthaltenen Gesamtnucleinsäuren ermittelt durch Messung der Gesamt-UV-Absorption und durch die Farbreaktion nach Dische auf Desoxyribose im

Beckmann-Spektralphotometer. Das UV-Absorptionsmaximum der Ribonucleinsäure (RNS) liegt durchschnittlich bei 260 mμ, das der Desoxyribonucleinsäure (DNS) bei 265 mμ. Daher erschien für die Messung der UV-Absorption beider Stoffe gemeinsam eine Mittelwerteinstellung bei 262,5 mμ meßtechnisch am geeignetsten. Die Messung der Blaufärbung durch die Dische-Reaktion erfolgte bei einem deutlichen Maximum von 600 mμ sofort, nachdem gleiche Mengen DNS-haltigen Extraktes mit gleichen Mengen Reagens versetzt und 20 Minuten im Wasserbad gekocht und abgekühlt worden waren. Eine Störung der Dische-Reaktion durch andere Stoffe trat nicht ein, da diese durch die vorausgegangenen Extraktionen abgetrennt werden konnten. (Vgl. hierzu auch Hinsberg und Lang 1951 sowie Holden 1953.)

Die Bestimmung der freien Aminosäuren geschah auf papierchromatographischem Wege, Papier: Schleicher und Schüll 2043a, Trennungsmedium: Isopropylalkohol-Eisessig-Wasser (7:2:1) bzw. Picolin-Wasser-Ammoniak (7:2, 8:0,2), Entwickler: eine Lösung von Ninhydrin in Butylalkohol, Zusammensetzung wie üblich (vgl. Cramer). Dabei wurden frische So.Bl. und Wi.Bl. im Verhältnis ihrer Trockengewichte abgewogen und mit ihrem doppelten Gewicht an 60%igem Methanol kalt extrahiert (2,5 g So.Bl. + 5 g Methanol, 3,28 g Wi.Bl. + 6,56 g Methanol).

Die Bestimmung der reduzierenden Zucker erfolgte nach Folin und Wu.

Für die Assimilations- und Atmungsmessungen kam in erster Linie die Methode nach Winkler mit n/100 $Na_2S_2O_3$ zur Anwendung. Die Sproßstücke wurden in Weithals-Glasstöpselflaschen von 250 ccm Inhalt exponiert und diese in ein größeres, durch einen Höppler-Thermostaten auf konstanter Temperatur gehaltenes Glasaquarium gebracht. Die gewünschte Beleuchtung lieferte eine 500-Watt-Lampe in entsprechender Entfernung. Verwendet wurde Leitungswasser, in dem durch Einleiten von Stickstoff der O_2-Gehalt verringert worden war, zur Vermeidung eines gasförmigen Abscheidens des Assimilationssauerstoffes in Form von Blasen. Vor jeder eigentlichen Messung wurden die Sprosse 20 Minuten lang an die O_2-Konzentration und die Temperatur des zur Verwendung kommenden Wassers gewöhnt. Nach erfolgter Messung wurde das Frischgewicht der Sproßstücke bestimmt. Da es sich nur um Vergleichswerte handelte, konnte der Stagnationseffekt (Gessner 1937) außer acht gelassen werden.

Gefrierversuche, in bezug auf die Ökologie der Frostresistenz unternommen, wurden in der Weise angestellt, daß etwa 10 cm lange Stücke von Sommer- und Wintersprossen in offenen Petrischalen bei - 10° C in einer Tiefkühltruhe (ohne Beleuchtung) untergebracht wurden. Nach jeweils 5 Minuten wurde je eine Petrischale mit 10 Winter- und 10 Sommersprossen aus der Tiefkühltruhe in den Kühlschrank bei +4° C übertragen bis zum völligen Auftauen, und danach in diffusem Licht, in Leitungswasser von Zimmertemperatur aufgestellt. Nach der innerhalb einiger Tage auftretenden braunen Verfärbung und dem Absinken wurde das Absterben eines Sprosses beurteilt.

Nach den Feststellungen einer ganzen Reihe von Autoren sind Unterschiede im Stickstoffgehalt mit gegenläufigen Unterschieden in der Plasmaviskosität (Bönning und Bönning 1934, Schmidt, Diwald und Stocker 1940, Gessner und Schuhmann-Petersen 1948, Gessner und Zwerenz 1950), mit gleichsinnigen in der Transpirationsintensität und gegensinnigen im Xeromorphie- und Sukkulenzgrad gekoppelt (Mothes 1932, Bönning und Bönning 1934, Dikyi und Dikyi 1941, Gessner und Schumann-Petersen 1948, Müller-Stoll 1948, Simonis 1948, Lundkvist 1956). Außerdem bestehen Zusammenhänge zwischen Frostresistenz und Transpirationsintensität (Gessner und Schumann-Petersen 1948) sowie zwischen Plasmaviskosität und Frostresistenz einerseits (Kessler 1935, Kessler und Ruhland 1938 und Jeremias 1956 und dort angeführte Literatur) und Plasmaviskosität und Dürreresistenz andererseits (Schmidt, Diwald und Stocker 1940).

Daher wurde mit Hilfe der von Kessler und Ruhland 1938 beschriebenen Zentrifugierungsmethode, derzufolge sich die Chloroplasten in Zellen mit Plasma verschiedener Viskosität bei gleicher Tourenzahl der Zentrifuge verschieden schnell einseitig verlagern, die Plasmaviskosität der So.Bl. und Wi.Bl. in ihrem gegenseitigen Verhältnis versucht zu ermitteln. So.Bl. und Wi.Bl. wurden jeweils 10 –20 Minuten lang bei einer Umdrehungszahl von 2000, 2500, 3000 und 4000 pro Minute zentrifugiert und die sofort angefertigten Schnitte auf verschieden starke Chloroplastenverlagerung hin untersucht.

Um eventuelle Unterschiede im osmotischen Wert des Zellsaftes bei So.Bl. und Wi.Bl. festzustellen, sowie um durch die Plasmolyseform einen zusätzlichen Hinweis für die Plasmaviskosität zu erhalten, wurden Grenzplasmolyse- und Plasmolyseformversuche mit Rohrzuckerlösung durchgeführt.

III. VERSUCHSERGEBNISSE

Trockensubstanzgehalt

Die zu verschiedenen Jahreszeiten zunächst ermittelten Trockengewichte ergaben ein ziemlich einheitliches Bild.

Tabelle 1. Trockengewicht in Prozenten des Frischgewichts zu verschiedenen Jahreszeiten

	Trockengewicht in Prozenten des Frischgewichts		
	Juni	August	Oktober
So.Bl.	7,44 ± 0,10%	6,94 ± 0,09%	7,82 ± 0,15%
Wi.Bl.	5,97 ± 0,04%	5,25 ± 0,06%	6,28 ± 0,05%
So.Bl./Wi.Bl.	1 : 0,80	1 : 0,75	1 : 0,80

Gesamtstickstoff und Stickstofffraktionen

Eine weitere Verarbeitung der Trockengewichte auf Gesamt-N zeigte einen unterschiedlichen Gehalt.

Tabelle 2. Gesamtstickstoffgehalt im Juni

	Gesamt-N in µMolen	
	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht
So.Bl.	282 ± 0,9%	205 ± 0,9%
Wi.Bl.	232 ± 1,1%	144 ± 1,1%

Die mit 10%iger Trichloressigsäure vorgenommene Fraktionierung in eine unlösliche (Unl.Fr.) und eine lösliche Fraktion (Lösl.Fr.) ergab die in Tabelle 3 dargestellten Werte für deren N-Gehalte.

Tabelle 3. Gehalt an löslichem und unlöslichem Stickstoff im Juni

	Löslich N in µMol		Unlöslich N in µMol	
	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht
So.Bl.	72,9 ± 2,5%	54,3 ± 2,5%	208,0 ± 2,6%	156,0 ± 2,5%
Wi.Bl.	67,0 ± 3,5%	39,9 ± 3,5%	166,1 ± 1,6%	99,6 ± 1,6%

Die Unl.Fr. enthält in der Hauptsache Eiweißstoffe und Nucleinsäuren, die Lösl.Fr. dagegen größtenteils freie Aminosäuren, anorganischen Stickstoff (NO_3, NH_4) und niedermolekulare Nucleotide, die im Stoffwechsel als Energieüberträger und prosthet. Fermentgruppen fungieren, z. B. ATP und ADP,

Lodehydrase I und II und Flavin-Adenin-Nucleotide, außerdem geringe Mengen von Chlorophyll- und Nucleinsäurespaltprodukten, beide aber infolge der niedrigen Extraktionstemperatur von +4° C nur in sehr geringem Maße.

Durch das geringere Trockengewicht der Wi.Bl. nähern sich die auf Trockengewicht bezogenen Werte den Werten der So.Bl. stärker als bei Bezugnahme auf das Frischgewicht. Der geringere Gesamt-N der Wi.Bl. scheint also sein Schwergewicht in der Unl.Fr. zu haben. Der N-Gehalt der Lösl.Fr. kann für beide Formen als nicht wesentlich verschieden voneinander angesehen werden. Trotzdem zeigen Chromatogramme der freien Aminosäuren für die Wi.Bl. einen wesentlich geringeren Gehalt, selbst unter Berücksichtigung des geringeren Trockengewichtes durch entsprechende Mengenverhältnisse des Analysenmaterials. Demnach muß angenommen werden, daß die übrigen in dieser Fraktion enthaltenen N-Verbindungen, vermutlich besonders NH_4, gegenüber der Sommerform vermehrt sind.

Weitere Aufteilung der N-Verbindungen erfolgte im Herbst durch eine dreimalige fraktionierte Extraktion des Frischmaterials mit eisgekühlter 10%iger Trichloressigsäure (TES), Alkohol-Äther-Gemisch (AÄ) und heißer Perchlorsäure (PCS), wie im vorigen Abschnitt beschrieben (Tabelle 4).

Tabelle 4. Gesamtstickstoff und Stickstofffraktionen im Oktober, bezogen auf Trockengewicht

	Gesamt-N	TES-Extr.	AÄ-Extr.	PCS-Extr.	Rückstd.
	in μMolen pro 100 mg Trockengewicht				
So.Bl.	183,9 – 0,8%	40,0 ± 4,8%	29,9 ± 7,7%	8,0 ± 4,0%	105,2 ± 3,7%
Wi.Bl.	155,2 – 1,1%	39,3 ± 2,6%	25,9 ± 4,1%	3,9 ± 6,8%	85,0 ± 1,6%

Tabelle 5. Gesamtstickstoff und Stickstofffraktionen im Oktober, bezogen auf Frischgewicht

	Gesamt-N	TES-Extr.	AÄ-Extr.	PCS-Extr.	Rückstd.
	in μMolen pro 1 g Frischgewicht				
So.Bl.	147,6 ± 0,81%	31,3 ± 4,8%	23,4 ± 7,7%	6,3 ± 4,0%	82,3 ± 3,7%
Wi.Bl.	93,3 ± 1,1%	24,2 ± 2,6%	15,9 ± 4,1%	2,5 ± 6,8%	51,9 ± 1,6%

Das Verhältnis zwischen Sommer- und Winterform blieb trotz der niedrigeren absoluten Werte dasselbe wie im Frühjahr. Die TES-Fraktion zeigte in Übereinstimmung mit der Lösl.Fr. (Tabelle 3) annähernd gleiche Werte für Wi.Bl. und So.-Bl. Die Summe der drei übrigen Faktionen stand mit:

So.Bl. : Wi.Bl. — 1 : 0,80

im selben Verhältnis wie die Unl.Fr. mit:

So.Bl. : Wi.Bl. = 1 : 0,79.

Im AÄ-Extrakt dürfte sich hauptsächlich der geringere Chlorophyllgehalt der Wi.Bl. auswirken, über den später berichtet werden soll.

Der deutlichste Unterschied erschien im PCS-Extrakt, das überwiegend die Nucleinsäuren enthält.

Gesamtphosphat und Phosphatfraktionen

Eine eventuell veränderte Stoffwechselintensität mußte sich auch im Phosphatgehalt ausdrücken, da ja energiereiche Phosphatverbindungen im Zwischenstoffwechsel eine große Rolle spielen. Deshalb wurde in denselben Fraktionen, in denen der N-Gehalt bestimmt wurde, auch der Phosphatgehalt quantitativ erfaßt. Mit Trichloressigsäure extrahierbar (TES) sind anorganische Phosphatverbindungen, Zuckerphosphate, ATP und ADP. Im Alkohol-Äther-Extrakt (AÄ) erscheint das Phosphat der Phospholipoide, im Perchlorsäureanteil (PCS) Nucleinsäurephosphat und Metaphosphat, im Rückstand (Rückstd.) Phosphoproteide. Die im Juni mit vorjährigen Wi.Bl. durchgeführten Analysen ergaben dabei sowohl für Gesamt-PO_4 als auch für TES-lösl. PO_4 und TES-unlösl. PO_4 bei den So.Bl. höhere Werte als bei den Wi.Bl. (Tabellen 6 und 7):

Tabelle 6. Gesamtphosphatgehalt im Juni

	Gesamt-PO_4 in μMolen	
	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht
So.Bl.	17,2 ± 2,4%	12,6 ± 2,4%
Wi.Bl.	3,8 ± 12,3%	2,4 ± 12,3%

Tabelle 7. Gehalt an löslichem und unlöslichem Phosphat im Juni

	Löslich PO_4 in μMolen		Unlöslich PO_4 in μMolen	
	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht
So.Bl.	10,0 ± 2,1%	7,5 ± 2,1%	4,6 ± 2,2%	3,5 ± 2,2%
Wi.Bl.	1,9 ± 25,1%	1,2 ± 25,1%	1,4 ± 28,4%	0,9 ± 28,4%

Dagegen lieferten die Ende Oktober mit neu ausgebildeten Wi.Bl. durchgeführten Messungen etwas andersgeartete Ergebnisse, und zwar lag der Gesamtphosphatgehalt der Wi.Bl. über dem der So.Bl. (vgl. Tabellen 8 und 9).

Tabelle 8. Gesamtphosphat und Phosphatfraktionen im Oktober, bezogen auf Trockengewicht

	Gesamt-PO_4	TES-Extr.	AÄ-Extr.	PCS-Extr.	Rückstand
	in μMol pro 100 mg Trockengewicht				
So.Bl.	7,7 ± 2,5%	2,9 ± 2,5%	1,9 ± 6,3%	1,0 ± 2,4%	0,8 ± 1,4%
Wi.Bl.	10,9 ± 4,8%	6,5 ± 5,1%	1,6 ± 4,5%	0,8 ± 4,2%	0,5 ± 5,6%

Tabelle 9. Gesamtphosphat und Phosphatfraktionen im Oktober, bezogen auf Frischgewicht

	Gesamt-PO_4	TES-Extr.	AÄ-Extr.	PCS-Extr.	Rückstand
	in μMol pro 1 g Frischgewicht				
So.Bl.	5,9 ± 2,5%	2,3 ± 2,5%	1,5 ± 6,3%	0,8 ± 2,4%	0,6 ± 1,4%
Wi.Bl.	6,7 ± 4,8%	4,1 ± 5,1%	1,0 ± 4,5%	0,5 ± 4,2%	0,4 ± 5,6%

Ausschlaggebend für den erhöhten Gesamt-PO_4-Gehalt war das TES-Extrakt, n dem das PO_4 der Wi.Bl. weit über dem der So.Bl. liegt. In den übrigen drei raktionen liegen die Werte für Wi.Bl. wieder unter denen der So.Bl.

Stickstoff-Phosphat-Verhältnisse

Die Tabelle 10 gibt einen Überblick über die N/PO_4-Verhältnisse im Juni.

Tabelle 10. Stickstoff-Phosphat-Verhältnisse im Juni

	Gesamt	Löslich	Unlöslich
	μMol N pro μMol PO_4		
So.Bl. ...	16,4	7,2	45,4
Wi.Bl. ..	60,7	35,2	117,7

Ein gegenüber der Sommerform stark herabgesetzter Gesamt-PO_4-Gehalt und n weniger stark verringerter Gesamt-N-Gehalt der Wi.Bl. ergeben ein etwa ½mal so hohes N/PO_4-Verhältnis wie bei den So.Bl. In jedem Fall lagen die erhältniswerte der Wi.Bl. über denen der So.Bl. Hier wie auch bei den im Oktober ngestellten Versuchen bestimmte das PO_4 die Lage des Verhältnisses.

Entsprechend den anderen PO_4-Gehalten änderten sich im Oktober auch die N/PO_4-Verhältnisse.

Tabelle 11. Stickstoff-Phosphat-Verhältnisse im Oktober

	Gesamt	TES-Extr.	AÄ-Extr.	PCS-Extr.	Rückstand
	μMol N pro μMol PO_4				
o.Bl.	23,8	13,4	15,7	7,8	126,7
Vi.Bl.	14,2	6,0	15,7	4,9	166,3

Eine Abnahme des Gesamt-N und eine erhebliche Zunahme des Gesamt-PO_4 ewirkten ein Abfallen des Gesamt-N/PO_4-Wertes der Wi.Bl. unter den der o.Bl. Im Gegensatz zur entsprechenden lösl. Fr. im Juni fiel das N/PO_4 im Oktober n TES-Extrakt der Wi.Bl. unter das der So.Bl., verursacht durch den fast gleichen -Gehalt beider Formen in dieser Fraktion und den stark gestiegenen PO_4-Gehalt er Wi.Bl. Der AÄ-Extrakt zeigte für beide Formen das gleiche N/PO_4, da der -Gehalt der Wi.Bl. in demselben Maße unter dem der So.Bl. lag wie der PO_4-ehalt. Die Werte der PCS-Fraktion, in der ausnahmsweise der N bestimmend t, lagen, besonders für die So.Bl., etwas zu hoch, da im Höchstfall bei ausschließ-her Beteiligung von Adenin und Guanin am Aufbau der Nucleinsäuren fünf Stick-offatome pro PO_4 enthalten sein können. Nachdem aber nicht nur Adenin und uanin, sondern auch Pyrimidinbasen wie Uracil, Cytosin, Methyl- und Oxy-ethylcytosin und Thymin mit zwei bis drei Stickstoffatomen pro Molekül als ucleinsäurebausteine auftreten, dürfte der tatsächliche Höchstwert etwa bei 5 Molen N/Mol PO_4 liegen. Es wäre denkbar, für die hohen Werte eventuell eimengungen anderer, N-haltiger Substanzen (z. B. Eiweißhydrolysate) ver-ntwortlich zu machen, obwohl eine merkliche Hydrolyse der Eiweiße bei den ngewendeten Versuchsbedingungen nicht erwartet werden kann. Das N/PO_4 es Rückstandes zeigte sich abweichend von den übrigen Fraktionen für Wi.Bl. öher als für So.Bl., verursacht dadurch, daß der PO_4-Gehalt der Wi.Bl. sehr el weiter unter dem der So.Bl. liegt als der entsprechende N-Gehalt.

Prozentuale Anteile der Stickstoff- und Phosphatfraktionen am Gesamt-N und -PO_4

In den Abb. 4 und 5 ist der Anteil der einzelnen Fraktionen an N und PO_4 am Gesamt-N und -PO_4 in Prozenten vergleichsweise für So.Bl. und Wl.Bl. angegeben. Hierbei zeigt sich erneut, daß der PO_4-Gehalt sich in Abhängigkeit von der Jahreszeit stark verschiebt (lösliches und unlösliches PO_4 im Juni; TES-AÄ-PCS-Extrakt und Rückstand Ende Oktober), hingegen scheint der N-Gehalt der Einzelfraktionen jahreszeitlich ziemlich unabhängig zu sein. Besonders auffallend ist diese Tatsache beim Vergleich der So.Bl.- und Wi.Bl.-Werte der Lösl. und Unlösl. Fr. mit den entsprechenden des TES-Extraktes und der Summe der drei übrigen Fraktionen (diese Fraktionen dürften sich ja bezüglich der Qualität der in ihnen enthaltenen Stoffe, wie bereits erwähnt, ziemlich entsprechen).

Reduzierende Zucker

Da das im TES-Extrakt enthaltene PO_4 zum größten Teil in Form von phosphorylierten Zuckern (erste Stufen des Zuckerabbaues) vorliegt, mußte eine Bestimmung des Zuckergehaltes dieselben Verhältnisse wiedergeben wie die Phosphatbestimmungen. Dementsprechend enthielten die Sommerformen im Frühjahr

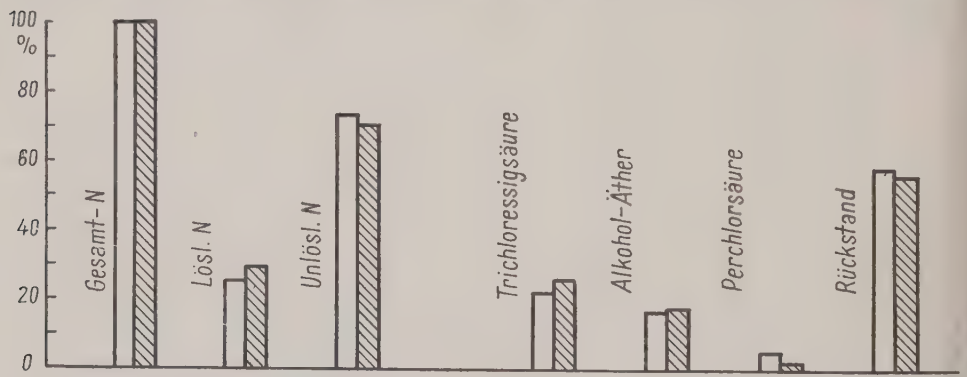


Abb. 4. Prozentuale Anteile der Stickstofffraktionen am Gesamtstickstoff. Weiß: So.Bl., schraffiert: Wi.Bl.

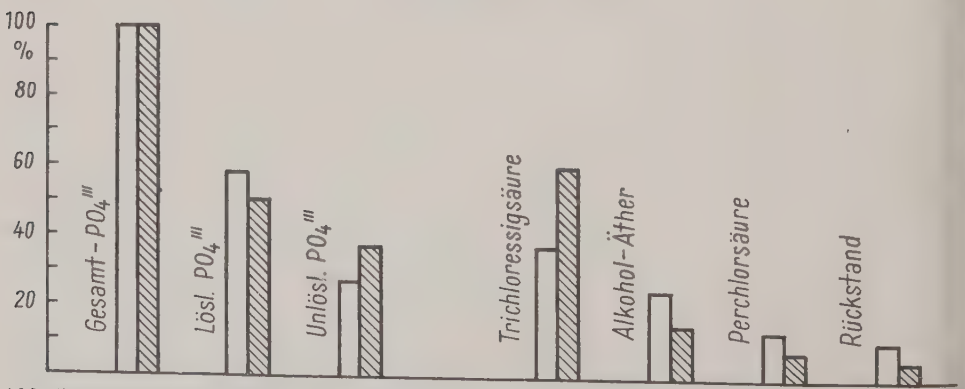


Abb. 5. Prozentuale Anteile der Phosphatfraktionen am Gesamtphosphat. Weiß: So.Bl., schraffiert: Wi.Bl.

ehr reduzierende Zucker als die Winterformen; im Gegensatz zum Herbst, wo e Verhältnisse sich umkehrten (Tabelle 12).

Tabelle 12. Gehalt an reduzierenden Zuckern zu verschiedenen Jahreszeiten

	Mai		September	
	Reduzierende Zucker in γ			
	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht	pro 100 mg Trockengewicht	pro 1 g Frischgewicht
o.Bl.	218 ± 3,4%	163 ± 3,4%	200 ± 3,0%	140 ± 3,0%
i.Bl.	179 ± 3,8%	108 ± 3,8%	407 ± 2,9%	218 ± 2,9%

Nucleinsäuren

Der stark unterschiedliche N-Gehalt im PCS-Extrakt gab Anlaß zu einer genaueren Bestimmung der darin enthaltenen Nucleinsäuren (Tabelle 13). Dabei g der Gehalt der Wi.Bl. an Desoxyribonucleinsäure über dem der So.Bl. Im egensatz dazu stand die Ribonucleinsäure, die bei So.Bl. etwas über den Wert er Wi.Bl. anstieg.

Tabelle 13. Gehalt an Desoxyribo- und Ribonucleinsäuren

	DNS	RNS	DNS	RNS
	in γ pro 100 mg Trockengewicht		in γ pro 1 g Frischgewicht	
o.Bl.	99,9 ± 3,8%	487,0 ± 3,0%	78,0 ± 3,8%	384 ± 3,0%
i.Bl.	155,6 ± 9,3%	443,0 ± 2,1%	95,0 ± 9,3 ±	279 ± 2,1%

Atmung und Photosynthese

Den Sauerstoffverbrauch von So.Bl. und Wi.Bl. bei verschiedenen Temperaren zeigt Abb. 6. Wir erkennen, daß besonders in hohen Temperaturbereichen r O_2-Verbrauch der So.Bl. weit höher ist als der der Wi.Bl.

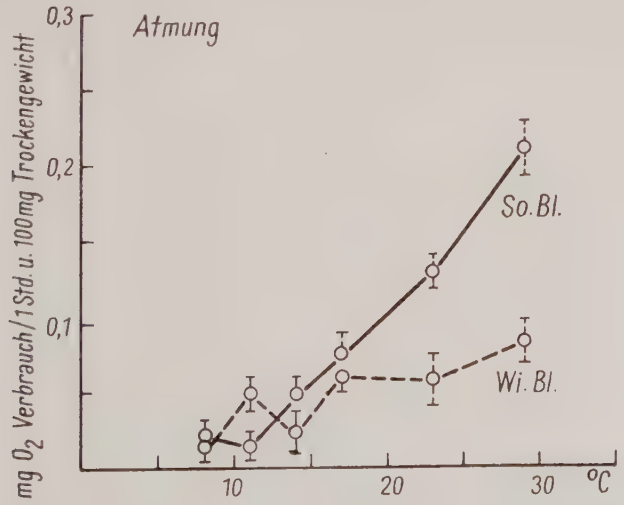


Abb. 6. Atmung bei verschiedenen Temperaturen, bezogen auf Trockengewicht.

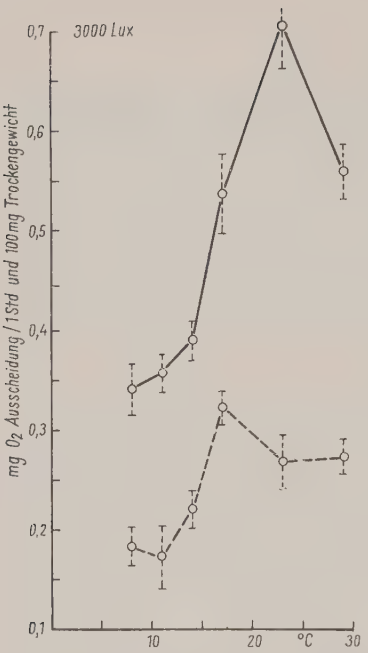


Abb. 7. Photosynthese (mit Schwankungsbreiten) bei 3000 Lux und verschiedenen Temperaturen, bezogen auf Trockengewicht.

Die Photosynthese der Wintersprosse bei einer Beleuchtung von 3000 Lux erreichte ebenfalls die Leistung der Sommersprosse bei weitem nicht (Abb. 7). Jedoch lag auch der Rohchlorophyllgehalt der Wintersprosse weit unter dem der Sommersprosse. Dieser geringe Rohchlorophyllgehalt kann jedoch nicht als alleinige Ursache für den stark verringerten Gaswechsel angesehen werden, da ja auch die Atmung erniedrigt und die Photosynthese stärker herabgesetzt ist, als es dem Rohchlorophyllgehalt entsprechen würde, eine direkte Proportionalität zwischen letzteren vorausgesetzt. Es muß vielmehr angenommen werden, daß beide Formen für die Nutzung gegebener stoffwechselphysiologischer Außenfaktoren in unterschiedlicher Art und Weise eingestellt sind (Tabellen 14 und 14a).

Tabelle 14. Atmung, Photosynthese und Rohchlorophyllgehalt

	Atmung mg O_2-Aufnahme pro Std. und		Photosynthese mg O_2-Ausscheidung pro Std. und		Rohchlorophyllgehalt Extinktion pro	
	100 mg Trockengew.	1 g Frischgew.	100 mg Trockengew.	1 g Frischgew.	100 mg Trockengew.	1 g Frischgew.
So.Bl.	0,066	0,049	0,45	0,316	0,068	0,05
Wi.Bl.	0,038	0,022	0,202	0,122	0,047	0,028

Tabelle 14a. Photosynthese bezogen auf Extinktion des Rohchlorophyllextraktes

	Photosyntheseintensität pro Roh-Chlorophyllextinktion	
So.Bl.	6,45	mg O_2
Wi.Bl. ...	4,25	mg O_2

Kälteversuche und Zentrifugenversuche

Durch die Kälteversuche konnte festgestellt werden, daß Sommersprosse bei iner Temperatur von —10° C nach 12 Minuten restlos absterben, während das ei Wintersprossen erst nach einem 55 Minuten langen Aufenthalt bei —10° C er Fall ist.

Die Zentrifugierungsversuche zeigten für die So.Bl. und Wi.Bl. eine unterchiedliche Geschwindigkeit in der Chloroplastenverlagerung, und zwar hatten ich die Chloroplasten der So.Bl. bereits nach 10 Minuten langem Zentrifugieren ei 3000 Umdrehungen/min einseitig in zentrifugaler Richtung verlagert, während ie Wl.Bl. den gleichen Effekt erst nach 18 Minuten bei derselben Umdrehungsahl zeigten. Es ist dabei zu bemerken, daß als Endpunkt der Verlagerung die eit bestimmt wurde, nach der alle Zellen eines Blattquerschnittes den Veragerungseffekt zeigten. Die Werte ergaben sich durch fünfmaliges Wiederholen.

Osmotischer Wert und Plasmolyse

Die Bestimmung der Grenzplasmolyse mittels verschieden konzentrierter Rohruckerlösungen ergab für beide Formen mit 0,36 ± 5,6% bzw. 0,37 ± 5,8% olarer Lösung identische Werte von 8,0 und 8,2 Atm. Gleiches konnte bei den arallel durchgeführten Leitfähigkeitsmessungen des Blattpreßsaftes festgestellt erden, wobei sich bei Wl.Bl. ein Widerstandswert von 45,0 ± 6,0% k Ω pro ,3 cm Flüssigkeitssäule von 0,77 mm² Grundfläche ergab, für So.Bl. 42,6 ± 5,2% Ω pro 1,3 cm Flüssigkeitssäule von 0,77 mm² Grundfläche. Querschnitte durch ie So.Bl. zeigten bei den Plasmolyseversuchen mit etwa 7 Minuten eine kürzere lasmolysezeit gegenüber den Wi.Bl. mit etwa 11 Minuten bei 0,40% molarer ohrzuckerlösung. Auch die Plasmolyseform der Wi.Bl. zeigte mehr einen krampfrtigen Habitus, wogegen sie bei den So.Bl. durchaus konvex verlief. Hierin ist n weiterer Hinweis auf eine höhere Plasmaviskosität der Wi.Bl. gegenüber den o.Bl. zu sehen.

Versuche zur Umstimmung der Blattbildung

Nach der Analyse dieser äußeren und inneren Verschiedenheiten lag es nahe, einen Versuch ur Umstimmung der einen Form in die andere zu machen, und zwar durch Einwirkung äußerer inflüsse wie Temperatur und Beleuchtungsdauer. Leider war es aber im Rahmen der zur erfügung stehenden technischen Möglichkeiten nicht zu erreichen, die Bildung von Wi.Bl. rbeizuführen. Die Versuche erstreckten sich durchwegs über eine längere Zeitdauer von 6 bis Wochen. Zumindest wurde bei Temperaturen von +4, +15, +25° C jeweils eine größere enge von Sommermaterial einer 8stündigen Beleuchtung mit 2500 Lux unterworfen. Die flanzen in +3° C stellten das Spitzenwachstum ein und bildeten eine geringe Anzahl von 1 bis cm langen Sommerknospen in den Blattachseln. Auch bei +15° C war kaum Spitzenwachstum rhanden, es bildeten sich jedoch mehrere etwa 3 bis 4 cm lange Sommerknospen. Ebenso zeugten die Pflanzen unter +25° C Sommerknospen in größerer Anzahl bei mäßigem Spitzenachstum. Es war daher auch zu erwarten, daß ein Versuch mit 16stündiger Beleuchtung angtag) mit 2500 Lux bei einer Temperatur von +17° C keine Änderung im Habitus zeigte. urden dieselben Versuche mit Wintermaterial durchgeführt, trieben in allen Fällen Sommerrmen aus.

Um die Möglichkeit auszuschalten, daß eine zu schwache oder spektral anders zusammensetzte Beleuchtung die Ursache des negativen Ausfalls der Versuche war, wurden zwei uarien mit Sommermaterial an normalem Tageslicht im Juli exponiert, wobei das eine dem rrschenden Langtag, das andere durch Verdunkelung nach 8stündiger Beleuchtung einem nstlich herbeigeführten Kurztag ausgesetzt war. Das Ergebnis waren in beiden Fällen Sommerrmen.

Völlig verdunkelte Wintersprosse trieben bleiche, etiolierte Triebe mit sehr schwächlichen zarten farblosen Blättern, die im Habitus den Sommerblättern zuzurechnen waren. Sommersprosse, die nach 14stündiger Verdunkelung in Langtag mit natürlichem Tageslicht übertragen wurden, trieben ebenfalls wieder Sommerblätter aus.

Vielleicht würde eine bedeutend breiter angelegte Versuchsserie, als sie hier möglich war, in Kombination mit Temperaturänderungen zum gewünschten Erfolg führen, andernfalls müßte ein rein endogener Rhythmus für das periodische Zustandekommen der beiden verschiedenen Blattformen angenommen werden.

IV. DISKUSSION

Zu Beginn unserer abschließenden Betrachtung sei auf die Tatsache hingewiesen, daß die photosynthetische Leistung der So.Bl., bezogen auf das Frisch- oder Trockengewicht oder bezogen auf den Chlorophyllgehalt, diejenige der Wl.Bl. in allen Temperaturbereichen weit übertrifft. Dadurch ist auch die gefundene erhöhte Atmung zu erklären, die wiederum auf eine Intensivierung des Gesamtstoffwechsels hindeutet.

Die unterschiedliche Stoffwechselintensität der So.Bl. und Wi.Bl. von *Ceratophyllum demersum* kommt in den nun näher zu besprechenden Stickstoff- und Phospahtgehaltsbestimmungen zum Ausdruck.

Der niedrigere Gesamt-N-Gehalt der Wi.Bl. (Tabelle 2) dürfte seine Hauptursache im niedrigeren Rückstands-N (bzw. unlöslichen N) haben, also durch einen niedrigeren Proteingehalt bedingt sein. Letzterer seinerseits ist die unmittelbare Folge der wesentlich verringerten freien Aminosäuren, wie sie sich in Gestalt der Ninhydrin-positiven Substanzen auf den Chromatogrammen zeigen. Daß trotzdem der N-Gehalt der TES-Fraktion (bzw. des löslichen N) für die Wi.Bl. sich kaum von dem der So.Bl. unterscheidet, dürfte, wie schon weiter oben ausgeführt, damit zu begründen sein, daß die in dieser Fraktion ebenfalls vorhandenen N-Verbindungen, in erster Linie wohl Zwischenstufen der Nitratreduktion und Ammoniumverbindungen, bei den Wl.Bl. vermehrt sind und auf diese Weise die Unterschiede der beiden Werte ausgleichen. Das deutet darauf hin, daß bei den Wi.Bl. primär eine Hemmung der Aminosäuresynthese vorliegt, sei es durch Blockierung oder Mangel an entsprechenden Fermenten (Aminosäureoxydase, Transaminasen) oder aus Mangel an den organischen Partnern der reduktiven Aminierung, den a-Ketosäuren, die ja infolge der geringen Atmung auch nur in kleinen Mengen zur Verfügung stehen dürften. Eine primäre Hemmung der Proteinsynthese kommt deshalb nicht in Frage, weil in diesem Falle durch den damit verbundenen Rückstau an freien Aminosäuren diese bei den Wi.Bl. vermehrt zu finden sein müßten, also das Gegenteil der tatsächlichen Feststellungen. Jedoch weist der niedrigere Gehalt an freien Aminosäuren noch auf eine weitere Tatsache hin, nämlich auf einen geringeren Eiweißabbau der Wi.Bl.

Der N-Gehalt des PCS-Extraktes liegt bei den Wi.Bl. um etwa 50% unter dem der So.Bl. Das würde einen niedrigeren Nucleinsäuregehalt der Wi.Bl. bedeuten, wenn nicht die Werte der direkten (photometrischen) Nucleinsäurebestimmung zeigten, daß der auf das Trockengewicht bezogene DNS-Gehalt bei den Wi.Bl. sogar um 50% höher liegt als bei den So.Bl. und der RNS-Gehalt nur etwas unter dem der So.Bl. Addiert man die DNS- zu den RNS-Werten hinzu, so erhält man das Verhältnis der Gesamtnucleinsäuren für Wi Bl. und So.Bl.; es beträgt ungefähr 1 : 1. Demzufolge müßten auch die Werte für den N- und

PO_4-Gehalt der Sommer- und Winterformen im PCS-Extrakt wenigstens näherungsweise in demselben Verhältnis zueinander stehen. Da dies aber nicht der Fall ist, läßt sich der Unterschied der So.Bl. und Wi.Bl. bezüglich dieser Werte nur so erklären, daß der PCS-N der So.Bl. infolge eines nicht festzustellenden Meßfehlers zu hoch liegt, was auch aus dem zu großen N : PO_4-Verhältnis hervorgeht.

Der etwas niedrigere RNS-Gehalt der Wi.Bl. bedeutet einen geringeren Ribonucleoproteidgehalt und steht daher in guter Übereinstimmung mit dem erniedrigten Proteingehalt, da ja die Ribonucleinsäuren, wie sich im Laufe der letzten Jahre immer deutlicher herausstellt, maßgeblich am Eiweißstoffwechsel beteiligt sind (vgl. Bogen 1956).

Der wesentlich höhere DNS-Gehalt der Wi.Bl. wird wenigstens zum Teil verursacht sein durch das geringere Trockengewicht. Dadurch treffen auf die Trockengewichtseinheit mehr Zellen und damit auch mehr Zellkerne. Sicher ist aber auch noch ein anderer Faktor daran beteiligt, da ja die Wi.Bl. nur einen um etwa 25 % niedrigeren Trockensubstanzgehalt haben als die So.Bl., während ihre DNS-Werte um etwa 50 % erhöht sind. Es ist hier an eine Polyploidisierung der somatischen Zellen zu denken, wie sie von Witsch und Flügel 1952 für die Mesophyllzellen der Kurztagsindividuen von *Kalanchoe blossfeldiana* beschrieben haben. Diese Annahme erscheint um so mehr gerechtfertigt, weil auch die Wl.Bl. von *Ceratophyllum demersum* gegenüber den So.Bl. einen sukkulenten Habitus und im Durchschnitt etwas größere Zellen aufweisen, ähnlich wie die Kurztagsblätter von *Kalanchoe blossfeldiana* verglichen mit ihren Langtagsblättern; die zitierte Arbeit führt den Nachweis, daß der Sukkulenzgrad der Blätter weitgehend mit dem Polyploidiegrad des Blattmesophylls parallel geht. Ein direkter Beweis, daß diese Erklärung auch für die Wi.Bl. von *Ceratophyllum* zutrifft, muß unmittelbaren cytologischen Beobachtungen vorbehalten bleiben.

Der N-Gehalt der AÄ-Fraktion erscheint im wesentlichen bedingt durch den Chlorophyllgehalt, da er sich weitgehend ähnlich verhält wie die Extinktionswerte der Chlorophyllextrakte.

Was schließlich die prozentuale Beteiligung des N-Gehalts der einzelne Fraktionen am Gesamt-N betrifft, so dürften hier zwischen So.Bl. und Wi.Bl. keine nennenswerten Unterschiede vorhanden sein. Lediglich der etwas erhöhte N-Anteil im TES-Extrakt und der damit in Verbindung stehende etwas niedrigere N-Anteil im Rückstand (bzw. unlöslichen N) weisen auf eine etwas geringere Eiweißsynthese der Wi.Bl. hin, worauf auch der um rund 50 % (verglichen mit So.Bl.) niedrigere N-Anteil im PCS-Extrakt schließen läßt.

Die ganz allgemein niedrigere Stoffwechselintensität der Wi.Bl. geht noch eindeutiger aus den Phosphatwerten der einzelnen Fraktionen hervor. Die dabei zuerst auffallende Tatsache ist, daß sich das Gesamt-PO_4 der Tabelle 6 zum Gesamt-PO_4 der Tabellen 8 und 9 gegenläufig verhält, ebenfalls das lösliche PO_4 zum entsprechenden TES-PO_4, eine Erscheinung, die jahreszeitlich bedingt ist, da die Werte der Tabellen 6 und 7 von Wi.Bl. stammen, die im Frühsommer, also nach der Überwinterung, geerntet worden waren, die der Tabellen 8 und 9 von Wi.Bl. im Herbst, also vor dem Überwintern.

Wie ein Vergleich mit der Abb. 5 zeigt, entfällt der Hauptanteil am Gesamt-PO_4 immer auf das PO_4 des TES-Extraktes und ein weiterer nicht geringer Teil auf das AÄ-PO_4, also auf die Phospholipoide. Markant ist der Unterschied im löslichen PO_4 (TES-Fraktion) zwischen So.Bl. und Wi.Bl. Im Sommer liegt er bei den So.Bl. wesentlich über dem der Wi.Bl., im Herbst ist es gerade umgekehrt.

Die Ursache dafür ist der stark gesunkene PO_4-Gehalt der So.Bl. und der in demselben Maße gestiegene PO_4-Wert für die TES-Fraktion der Wi.Bl. Es findet also im Herbst eine Verschiebung des löslichen PO_4 von den absterbenden So.Bl. in die Wi.Bl. statt, wo es wegen der niedrigeren Stoffwechselintensität eventuell als anorganisches und als Zuckerphosphat liegen bleibt und auf diese Art als PO_4-Reserve im nächsten Frühjahr beim Austreiben der neuen Sommerformen sofort zur Verfügung steht. Ähnliches gilt für die in Tabelle 12 wiedergegebenen Werte für die reduzierenden Zucker, nur weist hier der Zuckergehalt der So.Bl. fast keine Veränderungen auf. Interessant wären in diesem Zusammenhang ganz allgemein ausführliche Untersuchungen des Kohlehydratstoffwechsels.

Der ebenfalls stark verringerte PO_4-Gehalt des Rückstandes (unlösliches PO_4) bei Wi.Bl. läßt auf einen ebensolchen an Phosphoproteiden schließen; solange jedoch über die biochemische Funktion dieser Stoffgruppe nichts Näheres bekannt ist, lassen sich hieraus keine weiteren physiologischen Schlußfolgerungen ziehen.

Die PO_4-Gehalte der AÄ-Fraktion sind nur wenig voneinander verschieden und deuten auf einen geringeren Phospholipoidgehalt.

In Abb. 5 fällt außerdem auf, daß der prozentuale PO_4-Anteil aller Fraktionen am Gesamt-PO_4 mit Ausnahme der TES-Fraktion für die Wi.Bl. immer um etwa 50 % unter dem der So.Bl. liegt. Das läßt sich wiederum mit einer geringeren Stoffwechselaktivität begründen, der PO_4-Einbau ist herabgesetzt, das PO_4 bleibt im Zwischenstoffwechsel liegen.

Was nun die Beziehungen zwischen N-Gehalt und Frostresistenz und Plasmaviskosität betrifft, wie sie von den auf S. 85 zitierten Autoren bereits festgestellt wurden, so weisen auch die hier mit *Ceratophyllum demersum* erzielten Resultate in die gleiche Richtung.

Zunächst besteht eine um das Fünffache eindeutig erhöhte Frostresistenz der Wi.Bl. Sie ist stets mit den schon ausführlich beschriebenen niedrigeren N-Gehalten der Einzelfraktionen und des Gesamt-N verknüpft. Das steht in Übereinstimmung mit den von Gessner und Schumann-Petersen (1948) geschilderten Tatsachen für die N-Mangelpflanzen von *Tradescantia* und *Impatiens*. Diese Frostresistenz ihrerseits steht in Zusammenhang mit der gleichzeitig festgestellten höheren Plasmaviskosität der Wi.Bl. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die hier verwendete Chloroplasten-Zentrifugierungsmethode von Kessler nur unter der Voraussetzung gültige Aussagen zuläßt, daß die Chloroplasten der Wi.Bl. und So.Bl. gleich groß und gleich schwer sind. Diese Bedingung ist jedoch bei unserem Objekt nicht eindeutig erfüllt — wenn auch die Stärke durch Abdunkeln vor dem Zetrifugieren aus dem Chloroplasten entfernt wurde —, da Dichte- und Größebestimmungen der Chloroplasten wegen Zeitmangel nicht gemacht werden konnten. Doch weisen die Plasmolyseformversuche infolge des krampfartigen Verlaufes der Plasmolyse bei den Wi.Bl. ebenfalls auf eine erhöhte Plasmaviskosität hin. Gleiches gilt für die Plasmolysezeitversuche. Daß die höhere Kälteresistenz der Wi.Bl. nicht auf einen erhöhten osmotischen Wert des Zellsaftes zurückzuführen sein kann, geht aus den nahezu gleichen Werten für So.Bl. und Wi.Bl. bei den Grenzplasmolyse- und Leitfähigkeitsmessungen hervor. Gessner (1940) findet für die Wasserblätter von *Ranunculus baudotii* einen 50 % niedrigeren osmotischen Wert als für die Luftblätter, ein Ergebnis, welches zu zeigen scheint, daß die Induktion von Luft- und Wasserblättern, zumindest in gewissen Punkten, doch nicht völlig übereinzustimmen braucht mit der Induktion von dauernd submersen So.Bl. und Wi.Bl. Worauf die unterschiedliche Plasmaviskosität letzten Endes

beruht, läßt sich auf Grund der hier angestellten Versuche nicht sagen. Nach Jeremias (1956) soll sie durch einen relativ höheren Gehalt an Glykoproteiden (besonders Riboseglykoproteiden) verursacht sein, doch konnten in unserem Fall vorläufige orientierende Ribosebestimmungen mittels Phloroglucin (nach v. Euler und Hahn 1948) im sauren Eiweißhydrolysat keine derartigen Ergebnisse erzielen.

Zuletzt noch zu den möglichen Ursachen, die zu einer Wi.Bl.-Bildung führen könnten. Die in dieser Richtung unternommenen Versuche brachten keine Erfolge, so daß die Erörterungen darüber mehr oder weniger theoretischer Natur bleiben müssen. Weder im Lang- noch im Kurztag ließen sich die Pflanzen zur Bildung von Wi.Bl. umstimmen. Auch bei entsprechender Temperaturvariation änderte sich an dieser Tatsache nichts, außer daß mit abnehmender Temperatur das Wachstum immer geringer wurde. Die entsprechenden Befunde Bauers konnten also an *Ceratophyllum demersum* nicht reproduziert werden. Das mag zum Teil darauf beruhen, daß es an den notwendigen technischen Möglichkeiten dazu mangelte, zum Teil darauf, daß für dieses Problem weniger Zeit aufgewendet werden konnte, da der Schwerpunkt der Arbeit auf stoffwechselphysiologischem Gebiet lag. Es steht jedoch auf alle Fälle fest, daß am Übergang von der Wi.Bl.- zur So.Bl.-Bildung sicher keine lichtabhängigen Vorgänge beteiligt sind, da Wintersprossen im Herbst eingebracht, immer, sowohl im Licht als auch im Dauerdunkel So.Bl. bildeten. Es dürfte also sicher an der Heterophyllie von *Ceratophyllum* als Kausalfaktor eine endogene Rhythmik mit beteiligt sein, etwa in der Art, wie sie für die Jahresringbildung bei den Bäumen der gemäßigten Zone und periodisch trockener Gebiete verantwortlich ist. Dieser Gedanke erfährt eine Stütze aus der Tatsache, daß bei der Jahresringbildung der Übergang vom aktiven zum Ruhezustand im Spätsommer und Frühherbst durch allmähliche Verkleinerung der Gefäßdurchmesser erfolgt, ebenso wie bei *Ceratophyllum demersum* der Übergang von den Sommer- zu den Winterblättern allmählich unter Zwischenformbildung geschieht. Genau wie bei den Bäumen im Frühjahr nach beendeter Winterruhe übergangslos weitlumige Gefäße gebildet werden, vollzieht sich bei *Ceratophyllum demersum* ohne Einschaltung von Zwischenformen die Bildung der Sommerblätter, also eine weitgehende Parallelität zwischen beiden Erscheinungen. Zur Klärung dieser Probleme bedarf es jedoch weiterer intensiver Arbeit.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird versucht, mit Hilfe möglichst vielseitiger stoffwechselphysiologischer Untersuchungen an dem Winter- und Sommerblatt-Heterophyllen *Ceratophyllum demersum* L. einen Beitrag zur Lösung des Heterophyllie-Problems zu leisten. Im einzelnen wurden dabei die folgenden Ergebnisse erzielt:

1. Die Gaswechselmessungen zeigten für die Sommerblätter eine rund doppelt so hohe Photosyntheserate wie für die Winterblätter und eine in demselben Ausmaß gesteigerte Atmung.

2. Der Trockensubstanzgehalt der Winterblätter lag stets um etwa 25 % unter dem der Sommerblätter.

3. Der Gehalt an Gesamtstickstoff, trichloressigsäure- und ätherlöslichen sowie in heißer Perchlorsäure löslichen Stickstoffverbindungen lag ebenso wie der unlösliche Stickstoff der Sommerblätter stets höher als bei den Winterblättern, und zwar unabhängig von der Jahreszeit.

4. Der Gehalt an Gesamtphosphat der Sommerblätter lag im Sommer weit über dem der Winterblätter, um im Herbst etwas unter denselben abzusinken. Verursacht wird diese Verschiebung durch das sich in gleicher Weise verhaltende trichloressigsäurelösliche Phosphat. Das ätherlösliche und in heißer Perchlorsäure lösliche Phosphat sowie das unlösliche Phosphat der Sommerblätter lag stets unter dem der Winterblätter.

5. Der Gehalt an reduzierenden Zuckern lag im Mai bei den Winterblättern unter dem der Sommerblätter; im September kehrte sich dieses Verhältnis um.

6. Der Gehalt an Desoxyribonucleinsäuren der Winterblätter lag um etwa 50% über dem der Sommerblätter, während der Ribonucleinsäuregehalt etwas unter den der Sommerblätter abfiel.

7. Diese Tatsachen werden als Ausdruck für eine verminderte Stoffwechselintensität der Winterblätter gewertet.

8. Lang- und Kurztagsversuche bei verschiedenen Temperaturen zur künstlichen Auslösung von Winterblattbildung konnten keine derartigen Ergebnisse erzielen, so daß die eventuelle Mitbeteiligung eines endogenen Rhythmus am Zustandekommen der Heterophyllie bei *Ceratophyllum demersum* zumindest in Betracht gezogen werden muß.

Literatur

Bauer, L., 1951/52: Studien zum Heterophyllieproblem. I. Mitteilung. Planta **40**, 515—28.

Bogen, H. J., 1956: Zellphysiologie und Protoplasmatik. Fortschr. d. Bot. **18**, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

Bönning, K., u. Bönning-Seubert, E., 1934: Über Aufbau und Stoffwechsel der Pflanze unter dem Einfluß der Mineralsalzernährung. II. Mitteilung. Biochem. Z. **270**, 122—56.

Combes, R., 1934: Action du milieu exterieur sur le metabolisme vegetal. Le metabolisme des substances azotees chez une plante ligneuse developpee en atmosphere chaude et humide. Rev. gen. Bot. **46**, 513—527.

Cramer, F., 1954: Papierchromatographie. Weinheim/Bergstraße.

Dische, Z., 1930: Über einige neue charakteristische Farbreaktionen der Thymonucleinsäure und eine Mikromethode zur Bestimmung derselben in tierischen Organen mit Hilfe dieser Reaktionen. Mikrochem. **8**, 4—32.

Dikyj-Sajfertova, D., u. Dikyj, J., 1941: Über den Einfluß von Stickstoff und Kalium auf die Struktur und Physiologie der Zuckerrübe. Angew. Bot. **23**, 164—77.

v. Euler, H., u. Hahn, L., 1948: Concentrations of ribonucleic acid and desoxyribonucleic acid in animal tissues. Arch. Biochem. **17**, 285—291.

Folin, O., u. Wu, 1920: System of blood analyties. J. Biol. Chem. **41**, 367—374.

Gertrude, M. Th., 1937: Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. Métabolisme et morphogenèse en milieu aquatique. Rev. gen. Bot. **49**, 449—462.

Gessner, F., 1937: Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. Jb. wiss. Bot. **85**, 267—328.

— 1940: Beiträge zur Biologie amphibischer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 2—22.

— u. Schumann-Petersen, M., 1948: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen bei Stickstoffmangel. Z. Naturforsch. **3b**, 36—41.

— u. Zwerenz, F., 1950: Über die Erhöhung der Kälteresistenz der Pflanzen bei Stickstoffmangel. Naturw. **37**, 543—54.

— 1955: Hydrobotanik I, Berlin.

Glück, H., 1905: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse I. Jena, 266—280.

— 1924: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse IV.

Goebel, K., 1891: Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg.

— 1908: Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig-Berlin.

Hinsberg, K., u. Lang, K., 1951: Medizinische Chemie, München-Berlin.

Jeremias, K., 1956: Zur Physiologie der Frosthärtung. (Unter besonderer Berücksichtigung von Winterweizen.) Planta **47**, 81—104.

Kessler, W., 1935: Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. Planta **24**, 312—52.

— u. Ruhland, W., 1938: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta **28**, 159—204.

Kirchner, O., Loew, E., u. Schröter, C., 1917: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. II. Stuttgart.
Klebs, G., 1903: Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.
— 1904: Über Probleme der Entwicklung. Biolog. Zentralbl. **24**, 289—305, 449—465, 481—500, 601—614.
Lundkvist, L. O., 1956: Xeromorphosen in Beziehung zu Wasser- und Stickstoffmangel. Sv. bot. Tidskr. **50**, 361—84.
Martland, M., u. Robinson, R., 1926: Possible significance of hexosephosphor esters in ossification. Part VI. Phosphoric esters in bloodplasma. Biochem. Jour. **20**, 847—855.
Molliard, M., 1933: Sur l'appareil stomatique du radis cultivé au sein de milieu liquides. C. R. Soc. Biol. Paris **64**.
Mothes, K., 1932: Ernährung, Struktur und Transpiration. Biol.-Zentralbl. **52**, 193—223.
Müller-Stoll, W. R., 1948: Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Planta **35**, 225—251.
Ogur, M., u. Rosen, G., 1950: The nucleic acids of plant tissues I. The extraktion and estimation of desoxypentose nucleic acid and pentose nucleic acid. Arch. Biochem. **25**, 262—276.
Parnass, J. K., u. Wagner, R., 1919: Abderhalden E. Handbuch d. Biochem. Arbeitsmethoden **9**, 704—707.
Schmidt, H., Diwald, K., u. Stocker, O., 1940: Plasmatische Untersuchungen an dürreresistenten und dürreempfindlichen Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Planta **31**, 559—96.
Simonis, W., 1948: CO_2-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. Planta **35**, 188—224.
Winkler, L. W., 1888/89: Die Bestimmung des in Wasser gelösten Sauerstoffs. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. **21**, 2843; **22**, 1764.
v. Witsch, H., u. Flügel, A., 1952: Über Polyploidieerhöhung im Kurztag bei Kalanchoe Bloßfeldiana. Zschr. Bot. **40**, 281—291.
Woltereck, J., 1928: Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen. Flora **123**, 30—61.

Dr. Regina Elbertzhagen-Beil
Freising (Oberbayern)
Gaymannstraße 6

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	101—123

Rudolf Zahner

oologisches Institut der Universität München und Hydrobiologische Station Seeon, Oberbayern.

ÜBER DIE BINDUNG DER MITTELEUROPÄISCHEN *CALOPTERYX*-ARTEN (*ODONATA, ZYGOPTERA*) AN DEN LEBENSRAUM DES STRÖMENDEN WASSERS

II. DER ANTEIL DER IMAGINES AN DER BIOTOPBINDUNG

Inhaltsverzeichnis

inleitung 101
I. Das Verhalten der Imagines im Bereich des fließenden Wassers 102
1. Methode 102
2. Die Aufenthaltsorte der Imagines bei ungünstigem Wetter und während der Nacht 102
3. Die Reviere der Männchen 105
a) Der Standort der Männchen 105
b) Das Verteidigungsrevier 106
c) Das Ablagerevier 108
d) Die neutrale Zone 109
4. Die Verteilung der Imagines am Bach 109
5. Die Standorttreue der Imagines 109
a) Wie lange bleiben die Imagines am gleichen Ort? 109
b) Kehren versetzte Tiere an ihre alten Aufenthaltsorte zurück? 113
II. Das Vorkommen der Imagines am stehenden Wasser 115
1. Verhalten der Imagines an natürlichen Gewässern mit nur sehr geringer oder fehlender Wasserbewegung 116
2. Bleiben die Männchen auch bei künstlich verminderter oder abgestellter Wasserströmung in ihren Revieren am Bach? 117
3. Wählen die Imagines zwischen See und Bach? 119
II. Die Standortbindung der Imagines in Abhängigkeit von der Individuendichte . . 119
usammenfassung 123
iteratur 123

EINLEITUNG

Wie bereits in Teil I dieser Arbeit („Der Anteil der Larven an der Biotopbindung", Intern. Revue d. ges. Hydrobiol., Bd. 44, H. 1, S. 51—130, 1959) ausgeführt, können die Larven von *Calopteryx* (*Agrion*) *virgo* L. und *Calopteryx* (*Agrion*) *splendens* Harr. infolge des geringen Sauerstoffnutzwertes des stehenden Wassers in See und Teich nicht leben. Sie sind daher auf strömende Gewässer

beschränkt. Aber die Larven suchen strömendes Wasser nicht aktiv auf, und ihr Verhalten garantiert lediglich ihren Verbleib im Fließgewässer. Die Bindung von *Calopteryx* an Bach und Fluß kann daher allein durch die Auslese der Larven an den für sie ungünstigen Standorten bedingt sein.

Oder haben auch die Imagines Anteil an der Biotopbindung, und sorgen diese dafür, daß die Larven nur in den ihren Lebensansprüchen entsprechenden Gewässern zur Welt kommen?

Das scheint gewährleistet, wenn die fliegenden Tiere

1. während ihres Lebens in unmittelbarer Nähe des Schlüpfortes verbleiben oder
2. zwischen Teich und Bach zu wählen vermögen und aktiv strömendes Wasser bzw. den für die Larven günstigen Lebensraum aufsuchen.

Nachfolgende Untersuchungen sollen diese Fragen klären.

Über Methode der Freilanduntersuchung und die zur Untersuchung herangezogenen Gewässer s. Bd. 44, H. 1, S. 53—63.

I. DAS VERHALTEN DER IMAGINES IM BEREICH DES FLIESSENDEN WASSERS

1. *Methode*

In den Sommerhalbjahren 1952 bis 1954 markierte ich im Seeoner Gebiet an verschiedenen Gewässern über 1400 Imagines und verfolgte ihre Bindung an den Schlüpfort sowie die Abhängigkeit der Standortwahl von verschiedenen Gegebenheiten[1]).

Zum Markieren verwendete ich Nitrolack (rot und weiß), der auf Dorsal- und Pleuralseiten des Thorax und am 8. Abdominalsegment aufgetragen wurde. Ich habe die Imagines möglichst 1 bis 2 Stunden nach Verlassen der Larvenhaut an ihrem Schlüpfort markiert. Sonst fing ich die Tiere am Bach oder suchte sie an ihren Ruheplätzen auf, wo sie leicht einzusammeln waren. Soweit nicht anders vermerkt, ließ ich sie stets am Fundort frei. Die ausgewählten Bachstrecken teilte ich bei Mangel an anderen morphologischen Kennzeichen durch Holzpfähle in 5-m-Abschnitte, so daß der Standort der Tiere stets genau bezeichnet werden konnte.

2. *Die Aufenthaltsorte der Imagines bei ungünstigem Wetter und während der Nacht*

Bei kaltem Wetter, starker Bewölkung, an Regentagen und während der Nacht halten sich die Imagines außerhalb des unmittelbaren Wasserbereiches auf, meist im Abstand von wenigen Dezimetern, zuweilen aber auch bedeutend weiter weg (Abb. 2, 3, 10). Sie hängen dort mit zusammengelegten oder vorübergehend auch gespreizten Flügeln wenige Dezimeter über dem Boden an den verschiedensten Pflanzen (Abb. 4); *C. virgo* sitzt nicht selten an Zweigen und Blättern von niedrigen Bäumen oder Sträuchern (vgl. PUSCHNIG 1905, SCHMIDT 1926).

Die ausgewählten Standorte bieten den Tieren in der Regel hervorragenden Wetterschutz. An besonders günstigen „Schlafplätzen" (Abb. 1) sitzen sie oft in Mengen (bis 150 und mehr) dicht beisammen, beide Geschlechter durcheinander oder auch hauptsächlich Vertreter eines Geschlechtes. Doch sind Männchengesellschaften ungleich häufiger als die von Weibchen (SCHMIDT 1926).

[1]) Herrn stud. rer. nat. PETER BRUCKMOSER danke ich für vielfache Hilfe bei diesen Versuchen.

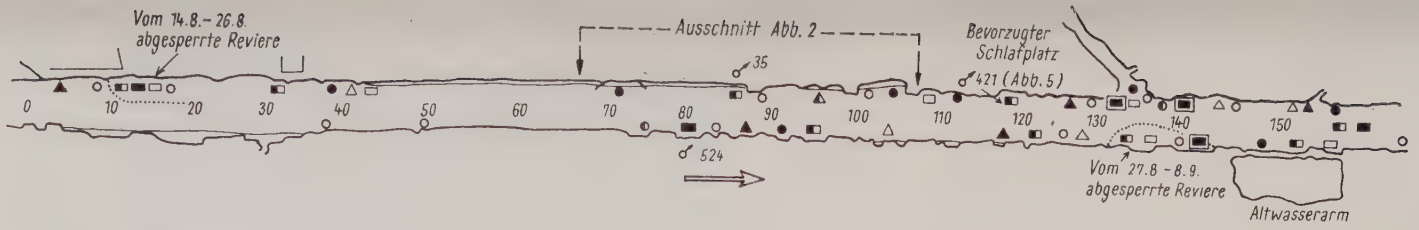


Abb. 1. Von *C. splendens* in 9 Beobachtungstagen (14. 8. bis 28. 8.) belegte Reviere an der Ischler Achen bei Meisham (Maßstab 1 : 800).

Je besser ein „Revier" durch die Gliederung des Uferabschnittes morphologisch gekennzeichnet ist und je günstiger in diesem Standort und Möglichkeit zur Eiablage, um so häufiger wird es bezogen, aber um so mehr wird es auch umkämpft („überbelegte Reviere"). Wo Vegetation im freien Wasser fehlt, sind „Reviere" trotz guter Begrenzung selten. Die meisten Imagines haben ihren „Schlafplatz" in dem gut gekennzeichneten Dreieck zwischen Hauptfluß und einmündendem Nebenbach.

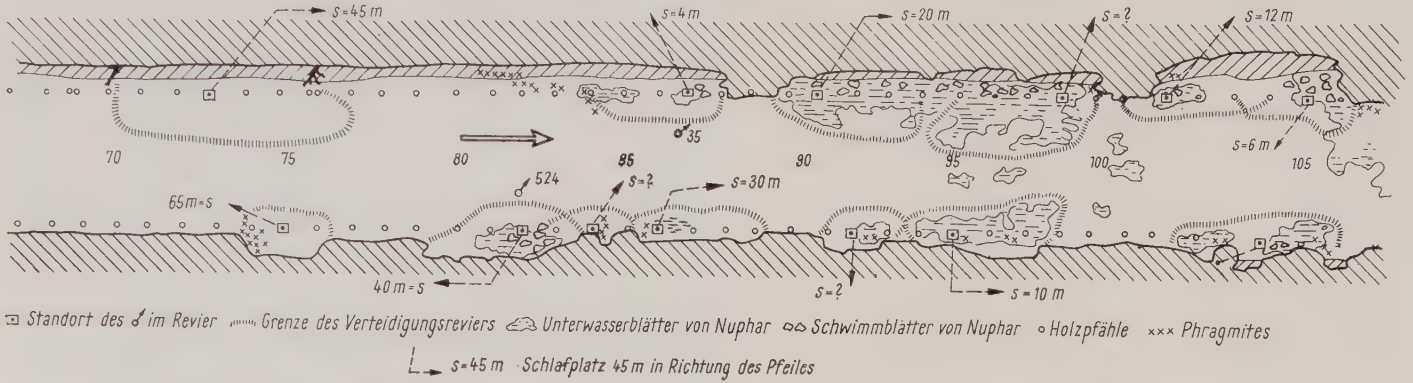


Abb. 2. Ausschnitt aus Abb. 1 (Maßstab 1 : 200). *C. splendens*-Reviere an der Ischler Achen bei Meisham.

Die Grenzen der Verteidigungsreviere passen sich weitgehend den morphologischen Gegebenheiten an. Die Reviere können dicht nebeneinanderliegen, sich unter Umständen etwas überschneiden, aber die Sitzplätze der Männchen bleiben meist weit voneinander getrennt. Die Schlafplätze der Männchen können 20 bis 40 m und mehr vom Tagesstandort entfernt liegen.

Die Männchen befinden sich tagsüber nur selten in unmittelbarer Nähe des Ruheplatzes. Ihre Tagesstandorte am Bach sind oft 20 bis 40 m oder sogar weiter davon entfernt. Die Weibchen fliegen in der Regel noch etwas weiter (meist 30 bis 70 m, auch mehr) und kehren von dort zu den Schlafplätzen zurück.

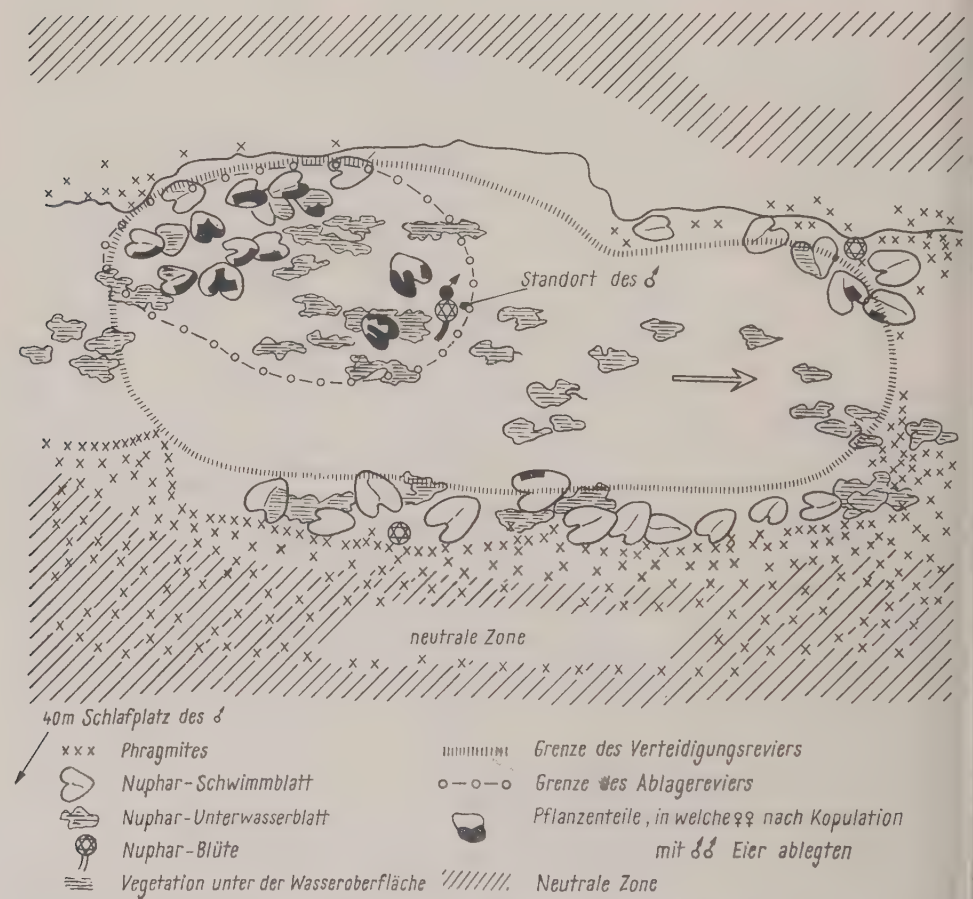


Abb. 3. Revier eines Männchens von *C. splendens* am Hammerschmiedbach (18. bis 22. 8. 51). Maßstab 1:25.

Größe und Begrenzung des Revieres sind stark von den örtlichen Gegebenheiten bestimmt. Das „Verteidigungsrevier", vom Männchen häufig abgeflogen, ist hier durch die beiden Ufer wie den Ufervorsprung und das bachwärts vorwachsende Schilf deutlich herausgehoben. Aus den zahlreichen *Nuphar*-Schwimmblättern hat das Männchen eine kleine Gruppe ausgewählt, auf die es die Weibchen zur Eiablage verweist („Ablagerevier"). Auch dieser Bereich wird nicht selten dicht über der Wasseroberfläche umflogen. Der Standort des Männchens, in der Mitte des Bachlaufes gelegen, ist durch die *Nuphar*-Blüte hervorragend markiert und bietet zugleich gute Sicht. Die „neutrale Zone" reicht am *Phragmites*-Ufer näher an den Bach heran als am Wiesenufer. Der „Schlafplatz" liegt 40 m vom Tagesrevier entfernt in einem hohen *Phalaris*-Bestand.

3. *Die Reviere der Männchen*

Buchholtz (1951) stellte bereits fest, daß die Männchen Tagesreviere besitzen, ie sie gegen Artgenossen verteidigen.

Man kann den Tagesaufenthaltsort jedoch noch genauer gliedern, wobei jedem ereich besondere Funktionen zufallen.

Der Standort der Männchen

Die Männchen bevorzugen als Sitzplätze exponierte Pflanzenteile 10 bis 50 cm ber der Wasserfläche, 20 bis 150 cm vom Ufer (Abb. 2, 3, 5). Hierher kehren sie ach den häufigen kleinen „Rundflügen", ja selbst nach wiederholtem Wegjagen rück und nehmen in der Regel wieder die gleiche Stellung ein, mit dem Kopf ir Bachmitte, wenn nicht stärkerer Wind oder die Art der Unterlage eine andere ellung erfordern. Von hier aus machen sie auch ihre „Beuteflüge", meist wenige ezimeter steil nach oben, an warmen Sommertagen bis zu 40mal in der Stunde. ie Beute (Ephemeriden, Plecopteren, Mücken, Blattläuse) entkommt nur selten nd wird auf dem Standplatz verzehrt.

Die Männchen beachten offenbar vor allem die freie Wasserfläche; man kann h ihnen von hier aus nicht so leicht nähern (bis höchstens etwa 70 cm) als vom fer her. Doch ist auffallend, daß Reviere auch dort fehlen, wo der Abflug nach ckwärts behindert ist (z. B. durch hohen Schilfbestand).

b. 4. Standort eines *splendens*-Männchens an einem Regentag an der Ischler Achen. Die agines suchen meist über viele Tage den gleichen Ruheplatz auf. An diesem sind sie (etwa bis 30 cm über dem Erdboden) gegen Wind, Regen und Temperaturextreme (Frost!) meist hervorragend geschützt.

Abb. 5. Standort eines markierten *splendens*-Männchens in seinem Tagesrevier an der Ischler Achen (Männchen Nr. 421 in Revier Nr. 120, Abb. 1). Die Männchen wählen am Bach sehr exponierte Sitzplätze, 20 bis 50 cm über dem Wasserspiegel, von denen aus sie die freie Wasserfläche gut überschauen können. Auch nach wiederholtem Wegjagen kehren sie in der Regel wieder an den alten Platz zurück. Von hier aus führen sie ihre Beuteflüge aus und erwarten sie einfliegende Weibchen.

b) Das Verteidigungsrevier

Anfliegende Männchen der gleichen Art (z.T. auch der Schwesterart) empfängt der Standortinhaber mit Flügelspreizen. Dann fliegt er auf den Eindringling zu und versucht, ihn zu vertreiben. Die Abwehr setzt meist bei Überschreiten eines bestimmten „Grenzbereiches" ein, der fast stets deutlich morphologisch gekennzeichnet ist (Abb. 2, 3).

Der verteidigte Raum ist in der Regel langgestreckt. Die Reviergröße wechselt stark. Bei *C. virgo* fand ich im Durchschnitt 1,9 m Länge und 0,7 m Breite (184 Meßwerte), bei *C. splendens* 2,6 m bzw. 0,9 m (310 Meßwerte). Entsprechend der geringeren Reviergröße dringt *C. virgo* auch in schmälere Gewässer mit geringerer freier Wasserfläche ein als die Schwesterart (S. 63, Bd. 44, H. 1).

In schmalen Bächen (Breite 1,8 bis 2 m) bildet meist das gegenüberliegende Ufer die zweite Längsseite des Reviers (Abb. 3); in größeren Fließgewässern liegt

ie einige Dezimeter von einem Ufer (Abb. 2). Zuweilen, besonders bei hoher Besiedelungsdichte, sind die Reviergrenzen kaum bestimmbar; nur der Standort bleibt deutlich herausgehoben.

Das Männchen fliegt sein Revier ohne erkennbaren Anlaß häufig ab, wobei es sich ziemlich genau an die durch die Abwehrreaktionen festgestellten Grenzen hält.

Wann die Reviere tagsüber bezogen werden, hängt sehr von Wetter ab. Im Hochsommer verlassen die Männchen bei schönem Wetter morgens zwischen 7 und 8 Uhr die Schlafplätze. Zunächst streunen sie am Bach auf und ab, bevorzugen aber oft schon eine Richtung, häufig die, in der das Revier vom Tag zuvor liegt. Schon beim „Streunen" wirken auffallende Punkte anziehend; man verweilt hier, macht kleinere „Revierflüge", flattert über der Vegetation im freien Wasser. Schließlich bleibt das Männchen in einem ihm zusagenden Bereich, in der Regel für den ganzen Tag.

Sinkt die Lufttemperatur unter 16° C und die Helligkeit (Bewölkung) unter 3000 bis 5000 Lux, so werden die Reviere verlassen (Umherstreunen oder Aufsuchen der Ruheplätze) oder morgens überhaupt nicht bezogen. Nach kalten Strahlungsnächten trifft man die Männchen später im Revier als nach warmen Nächten, auch wenn die Morgentemperatur im ersten Fall viel höher liegt.

Manchen Männchen scheint an bestimmten Tagen die Neigung zur Revierbildung zu fehlen. In der Ischler Achen sah ich nicht selten Schwärme von 15 bis 25 Männchen, die mehrere hundert Meter bachauf- oder bachabwärts zogen und höchstens die Revierbesitzer beunruhigten.

Das Revier wird vom Inhaber gegen einfliegende Männchen der gleichen Art verteidigt, d. h. diese werden angeflogen und eventuell verfolgt. Berührt der Eindringling hierbei benachbarte Reviere, so wird er von mehreren Inhabern zugleich angegriffen. Zuweilen kommt es zu langen Kämpfen, in denen (entgegen den Angaben von BUCHHOLTZ 1951) keineswegs immer der Revierbesitzer siegt. Besonders vormittags können Eindringlinge Erfolg haben. Meist läßt sich bereits aus dem Verhalten des Neulings entnehmen, ob er den Revierbesitzer vertreiben will; er trägt dann seinen Angriff in raschen, scharfen Flugbewegungen bis auf wenige Zentimeter heran und weicht auf den Gegenangriff nur über kurze Strecken aus. Angriff und Gegenangriff können sich nahezu pausenlos über viele Stunden bis zur Erschöpfung eines der beiden Partner ablösen; schließlich ergreift das weniger ausdauernde Männchen die Flucht.

Auch Männchen, die schon 3 bis 6 Tage lang das gleiche Revier innehatten, werden unter Umständen durch den unermüdlichen Angriff eines Eindringlings schließlich zum Aufgeben des Reviers gezwungen. Der Sieger besetzt in der Regel den gleichen Standort und fliegt auch die gleichen Bereiche ab wie der Vertriebene. Auch benachbarte Revierbesitzer der gleichen Art fliegen sich oft stundenlang an, aber ohne besonderen Elan. Ein gewisser Tagesrhythmus ist deutlich: die gegenseitigen Beunruhigungen sind vormittags am stärksten, flauen mittags ab und nehmen gegen Nachmittag wieder etwas zu. Zu Änderungen der Besitzverhältnisse kommt es dabei nicht (Beobachtungen bis zu 5 Tagen an den gleichen Tieren).

Die Männchen beider Arten verhalten sich sehr verschieden zueinander. Es kommt vor, daß ein *virgo*- und ein *splendens*-Männchen im gleichen Revier friedlich miteinander hausen, nur bei Revierkämpfen mit anderen Eindringlingen auch miteinander in Streit geraten. Oder aber die beiden artverschiedenen Bewohner des gleichen Reviers belästigen sich ständig, ohne daß es zur Vertreibung des einen kommen muß. Daß zwei Männchen verschiedener Art, niemals aber der gleichen

Art, ein Revier bewohnen können (Abb. 6, Bd. 44, H. 1, S. 66) zeigt an, daß das artgleiche Männchen als solches erkannt wird (Flügelzeichnung?).

c) Das Ablagerevier

Innerhalb des Verteidigungsreviers fliegt das Männchen noch einen weiteren, meist kleineren Bereich ab. Auch dieser ist gut gekennzeichnet, und zwar durch die von der Vegetation überdeckte Wasserfläche (Schwimm- und Unterwasserblätter von *Nuphar* usw. [Abb. 3, 6]). Das Männchen fliegt dabei dicht über der Wasseroberfläche, setzt sich bisweilen darauf oder auf Sproßteile und Blätter, die nur wenig aus dem Wasser ragen. Dieser Bereich ist für das Weibchen zur Eiablage ausgewählt; man kann das deutlich aus dem Verhalten des Männchens erkennen.

Zu Beginn der Werbung stürzt sich das Männchen, den bezeichnenden Schwirrflug vor dem Weibchen unterbrechend (WESENBERG-LUND 1913), häufig im Gleitflug auf die Wasseroberfläche und gleitet auf ihr oft 5 bis 20 cm hin; dabei beschreibt es mehrere Kreise und Bögen, deren Weg von der Wasserströmung und von Stärke und Richtung des Anfluges bestimmt sind. Bei diesem Aufgleiten berühren nur die Extremitäten und das 6. oder 7. Abdominalsegment jeweils für Sekunden das Wasser. Gleichzeitig ist das Abdomenende steil aufwärts gebogen, so daß die weißgraue (*C. splendens*) bzw. rosarote (*C. virgo*) Unterseite wie eine Flagge auch für das Weibchen sichtbar wird (vgl. SCHMIDT 1953).

In den so vom Männchen angezeigten Bereich legt das Weibchen in der Regel die Eier ab. Oft fliegt das Männchen nach der Kopulation und dem Freigeben des Weibchens erneut markierend in das Ablagerevier. Dadurch werden auch Weibchen, die zunächst an anderer Stelle damit beginnen, meist veranlaßt, hier abzulegen.

Das Männchen berücksichtigt also bei der Revierwahl nicht nur die Ablegemöglichkeiten für das Weibchen, sondern weist diesem schon bei der Werbung und häufig auch nach der Kopulation den Platz zum Eierlegen zu. Dabei grenzt es nicht selten aus einem geeigneten größeren Vegetationsbestand einen kleineren Bereich ab, in den es das Weibchen verweist (Abb. 3).

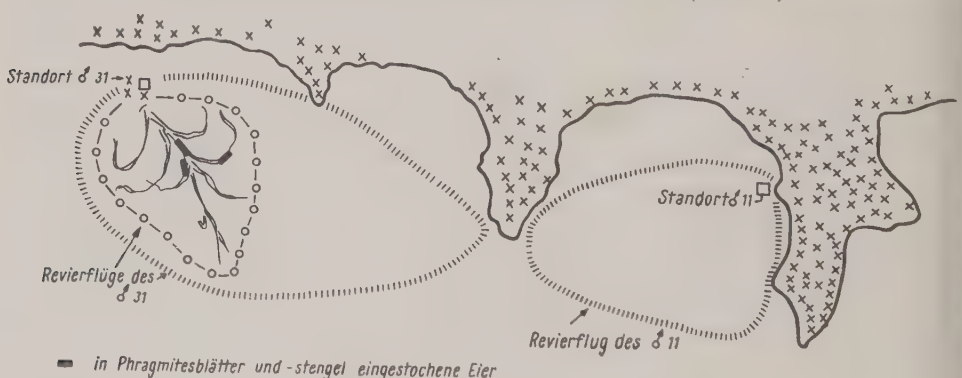


Abb. 6. Am Bansee-Ostufer belegte Reviere von *C. splendens* (Maßstab 1 : 40). Männchen Nr. 31 wählte am Bansee für 5 Tage (24. 7. bis 28. 7. 54) als Revier eine Stelle, an welcher ein *Phragmites*-Halm mit weit ausgebreiteten Blättern schwamm. Einflüge von anderen Männchen veranlaßten den Revierbesitzer zu Verteidigungsflügen. Das Männchen kam auch zur Kopulation, wobei das Weibchen die Eier in die *Phragmites*-Blätter einstach. Männchen Nr. 14 bezog für 1 Tag ein Revier in unmittelbarer Nachbarschaft von Nr. 31.

d) Die neutrale Zone

Fliegen Weibchen über das Ufer nach Bachmitte ein, so werden sie von den Männchen umworben oder angegriffen und oft weit (20 bis 60 m) den Bach entlang verfolgt. Die Männchen geben die Verfolgung in der Regel erst auf, wenn die Weibchen den Bach uferwärts verlassen haben.

Es gibt eine „neutrale Zone", in der die Männchen und die Weibchen nicht mehr aufeinander ansprechen (Abb. 3). Sie hat ihre bachwärts gelegene Grenze etwa 10 bis 80 cm ufereinwärts; auch an Gewässern mit mehr als 3 bis 4 m Breite, in welchen die Grenzen der Verteidigungsreviere die Bachmitte nicht überschreiten. So werden die einfliegenden Weibchen am Ufer der Alz oft über 30 bis 40 m in Richtung Flußmitte verfolgt, flüchten sie aber nur 50 bis 80 cm ufereinwärts, kehren die Männchen fast stets unmittelbar an ihren alten Standort zurück.

Die neutrale Zone hat zum Land hin keine rückwärtige Begrenzung. Weibchen wie Männchen habe ich bisweilen viele hundert Meter abseits des Baches angetroffen, ohne daß sie aufeinander reagierten. Die Ruheplätze liegen nach meinen bisherigen Beobachtungen stets im Bereich der neutralen Zone.

4. *Die Verteilung der Imagines am Bach*

Lage des Standortes, morphologische Kennzeichnung und Möglichkeit der Eiablage für das Weibchen spielen also eine wesentliche Rolle bei der Revierwahl der Männchen.

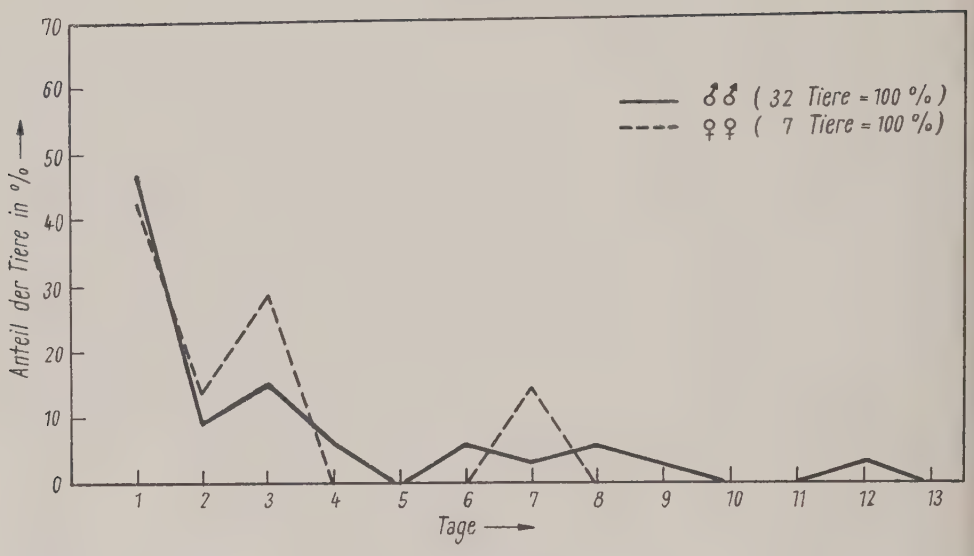
Wir verstehen jetzt, warum mit wechselnden Standortbeziehungen die Verteilung der Imagines am Bach oft so außerordentlich verschieden ist. An den für die Revierbildung besonders geeigneten Abschnitten häufen sich die Männchen. Solche Stellen sind stark umkämpft. Das kann freilich zur Folge haben, daß die Männchen hier vor lauter Kämpfen seltener zur Kopulation kommen als in mehr isoliert gelegenen Revieren. Daß an günstigen Stellen sich die Männchen beider Arten treffen, ist verständlich; wir wissen bereits, daß sie sich durchaus miteinander vertragen.

An der Ischler Achen liegen in manchen Abschnitten die Standorte der Männchen während der Sommermonate oft so eng nebeneinander, daß es nicht mehr zur Ausbildung typischer Reviere kommt. Hier kann man auf einer Strecke von 10 m nicht selten bis zu 60 Männchen und mehr zählen. Bei so dichter Belegung werden Artgenossen in der Regel erst verjagt, wenn sie sich dem Sitzplatz des Männchens auf mehr als 30 bis 50 cm genähert haben. Dabei fand ich *C. virgo* nur selten am freien Wiesenufer, viel häufiger dagegen an den wenigen Stellen mit Bäumen, Strauchwerk oder Gebäuden am Ufer (vgl. Schmidt 1926). Da *virgo* nach meinen Beobachtungen, bei allerdings größerer Wendigkeit, weniger schnell fliegen kann und vom Wind leichter fortgetragen wird als *splendens*, dürfte auch der Windschutz für die Verteilung eine gewisse Bedeutung haben. *C. virgo* sah ich viel häufiger beim Trinken als die Schwesterart. In einem trockenen Raum geht *virgo* rascher zugrunde als *splendens*. So mag auch die schwächere Verdunstung im Windschatten den Aufenthalt von *virgo* mitbestimmen.

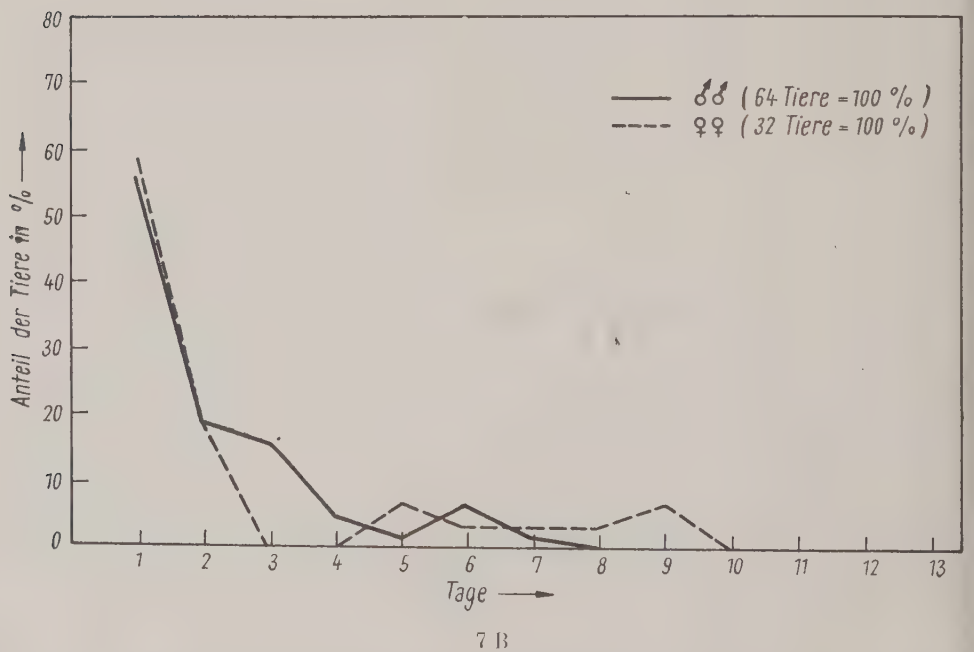
5. *Die Standorttreue der Imagines*

a) Wie lange bleiben die Imagines am gleichen Ort?

In einem Abschnitt von 115 m stellte ich an der Ischler Achen in 17 Beobachtungstagen (vom 11. August bis 8. September 1952) insgesamt 58 verschiedene Reviere von *C. splendens* fest (Abb. 1). In dieser Zeit markierte ich hier 87 Männ-



7 A



7 B

Abb. 7. Aufenthaltsdauer der Imagines in einem Bereich von weniger als 4 m am Hammerschmiedbach (15. 7. bis 6. 8. 1954). A *C. virgo*; B *C. splendens*.

Nur wenige Imagines belegten mehr als 7 Tage die gleiche Stelle am Bach. Etwa ein Fünftel der Tiere blieb 2 Tage lang, die Hälfte einen ganzen Tag am gleichen Platz.

hen und 63 Weibchen dieser Art (Versuch 1). Die Wiederfunde geben einen ewissen Eindruck von der „Reviertreue" der Männchen. Es blieben im gleichen Revier:

31	1 Tag
18	2 Tage
11	3 Tage
6	4 Tage
7	5 Tage
1	11 Tage
1	13 Tage

Auch hier zeigte sich, daß „schlechte" Reviere oft nur für Stunden, höchstens ür 2 Tage festgehalten werden. Häufig ist noch Besitzwechsel in den günstigen überbelegten Revieren".

Von den markierten Weibchen fand ich nur ganz wenige wieder an zwei oder rei aufeinanderfolgenden Tagen. Sie hatten inzwischen bis zu 120 m zurückgelegt.

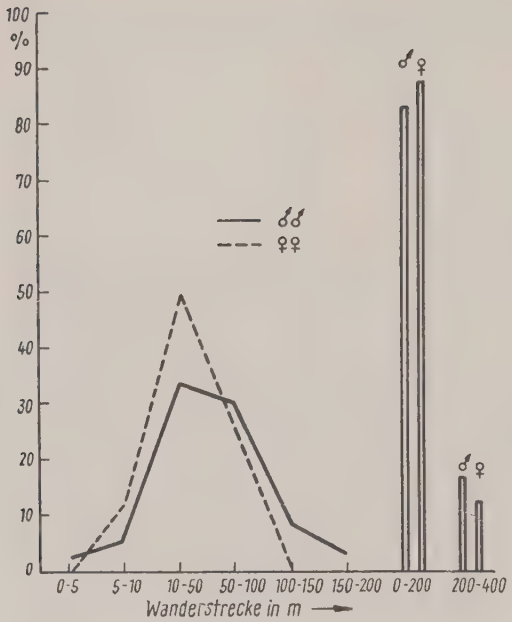
Ein größeres Material stand mir am Hammerschmiedbach zur Verfügung. Hier arkierte ich in der Zeit vom 15. Juli bis 6. August 1954 210 Männchen und Veibchen beider Arten (Versuch 2a, vgl. auch Tabelle 1, S. 115). Die Ergebisse der Wiederfunde, geordnet nach der Aufenthaltsdauer, sind auf Abb. 7A nd B dargestellt. Im Durchschnitt bezogen die *virgo*-Männchen 3,1 Tage, die *olendens*-Männchen 1,9 Tage lang das gleiche Revier. Die Weibchen blieben durchchnittlich 2,6 Tage (*C. virgo*) bzw. 2,3 Tage (*C. splendens*) an einer eng umgrenzten telle am Bachufer.

Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Größe der Wanderrecken, die man aus den Wiederfunden erschließen kann (Abb. 8A, B). In der ersuchszeit hatte ich 135 Wiederfunde (= 64%). Von diesen legten bis 90% aum mehr als 200 m zurück, die meisten blieben sogar im 100 m-Bereich. Nicht enige (23 Stück) sah ich mehr als 10 Tage lang am Hammerschmiedbach oder n benachbarten Gewässern, ein *splendens*-Männchen 15, ein *splendens*-Weibchen 7 Tage lang. Im Durchschnitt traf ich die Markierten etwa 6 Tage lang im Beobchtungsbereich von 400 m Länge an (Abb. 9A, B).

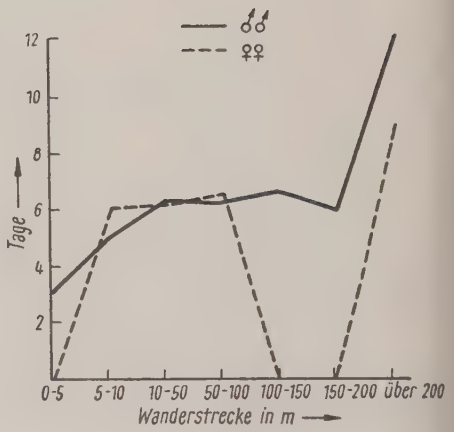
Abgesehen von der wesentlich größeren Zahl an Wiederfunden, besonders nter den Weibchen, decken sich die Beobachtungen am Hammerschmiedbach it denen an der Ischler Achen.

Die Männchen zeigen eine sehr verschieden starke Bindung an das Revier. weifellos kann man von einer gewissen „Reviertreue" sprechen, wenn ein Männnen 3 Tage und öfter von Schlafplatz zum gleichen Revier zurückkehrt. Aber gibt doch zu viele Faktoren, die die Wahl des Tagesreviers beeinflussen. Eine eziehung zum Alter war nicht zu erkennen. Ein Männchen gründet oft schon n Tag nach dem Schlüpfen ein Revier, gewöhnlich, aber nicht immer, in der ähe des Schlüpfortes; es kann weiterhin in der Nähe bleiben, aber ebensogut ich abwandern.

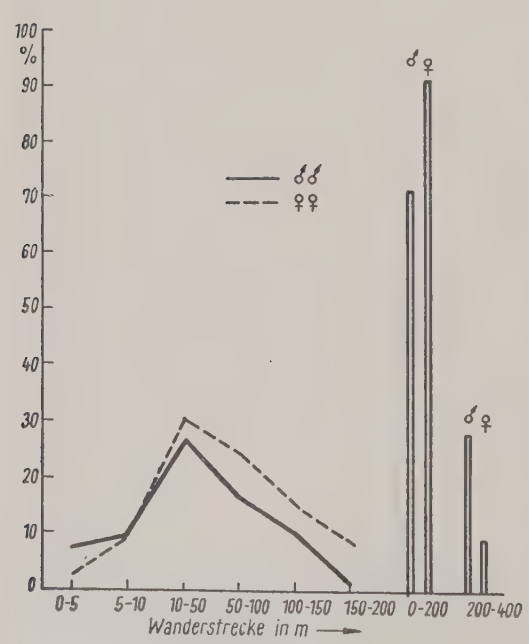
Ähnlich uneinheitlich ist das Verhalten der Weibchen. Am frühen Morgen bis 8 Uhr) und in den Abendstunden (18 bis 20 Uhr) begegnet man ihnen häufig nmittelbar am Bach. Mit fortschreitender Tageszeit und zunehmender Erwärung weichen sie mehr und mehr in die neutrale Zone aus, von wo aus sie dann ır kurze Ausflüge machen. Kopulationswillige fliegen dagegen auch tagsüber t viele Meter den Bach entlang, bis sie schließlich von einem Männchen erkannt erden. Auch solche streunende Weibchen sah ich nach Ausflügen von 50 bis



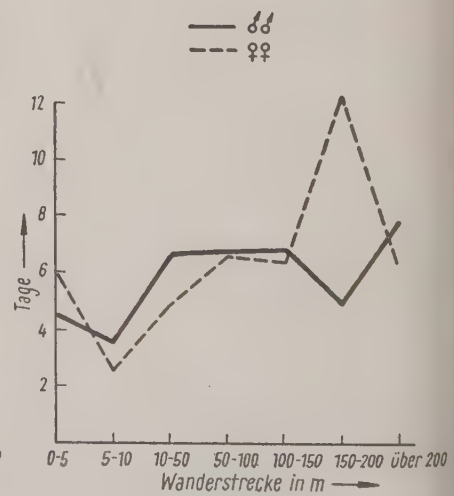
8 A *C. virgo*



9 A *C. virgo*



8 B *C. splendens*



9 B *C. splendens*

150 m Länge und ein- bis mehrmaliger Kopulation wieder an den alten Standort zurückkehren. Nur einmal beobachtete ich, daß ein Weibchen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen mit dem gleichen Männchen kopulierte.

Groß ist die Neigung zu weiten Wanderungen von mehreren hundert Metern jedenfalls nicht. Von einigem Einfluß ist bei diesen wenig rasanten Fliegern die Windrichtung. An der Ischler Achen trug der Wind frischgeschlüpfte Imagines bisweilen 200 bis 800 m bachabwärts oder landeinwärts. Ähnliche Beobachtungen machte ich auch an anderen Gewässern.

Wie an das Revier, gibt es auch eine gewisse Bindung an den Ruheplatz. Während der Nacht und bei ungünstiger Witterung suchen die Imagines nicht selten über viele Tage hin (3 bis 15 Tage) den gleichen Ruheplatz auf und nehmen hier in der Regel wieder die gleiche Stellung ein. Verschlechtern sich jedoch die mikroklimatischen Bedingungen (Änderung der Windrichtung, Zerstörung des Wind- und Regenschutzes durch Abmähen der Wiesen und Getreidefelder), so wandern sie ab und suchen sich in nicht weiter Entfernung einen neuen geschützten Ruheplatz.

Die Gegebenheiten des Standortes und die Witterungsbedingungen dürften somit im wesentlichen den Aufenthaltsort der Imago mitbestimmen. Hinzu kommt zweifellos eine gewisse Neigung, sich in der Nähe von Artgenossen aufzuhalten, also ein soziales Moment; ich komme darauf zurück (S. 122). Eine Bindung an einen engen Bereich des Heimatgewässers ist deutlich zu erkennen. Über ihr Wesen sollen Versetzungsversuche Aufschluß geben.

b) Kehren versetzte Tiere an ihre alten Aufenthaltsorte zurück?

Das Versetzen nahm ich stets am Abend vor, so daß sich die Imagines erst am nächsten Morgen am Bach orientieren konnten. In den darauffolgenden Tagen suchte ich in einem Umkreis von etwa 500 m den Hammerschmiedbach, den angrenzenden Bansee und den Schwellgraben (Abb. 10) nach markierten Tieren ab. Die Versetzungsversuche (Versuch 3a—c) sind in Tabelle 2, S. 120 zusammengestellt.

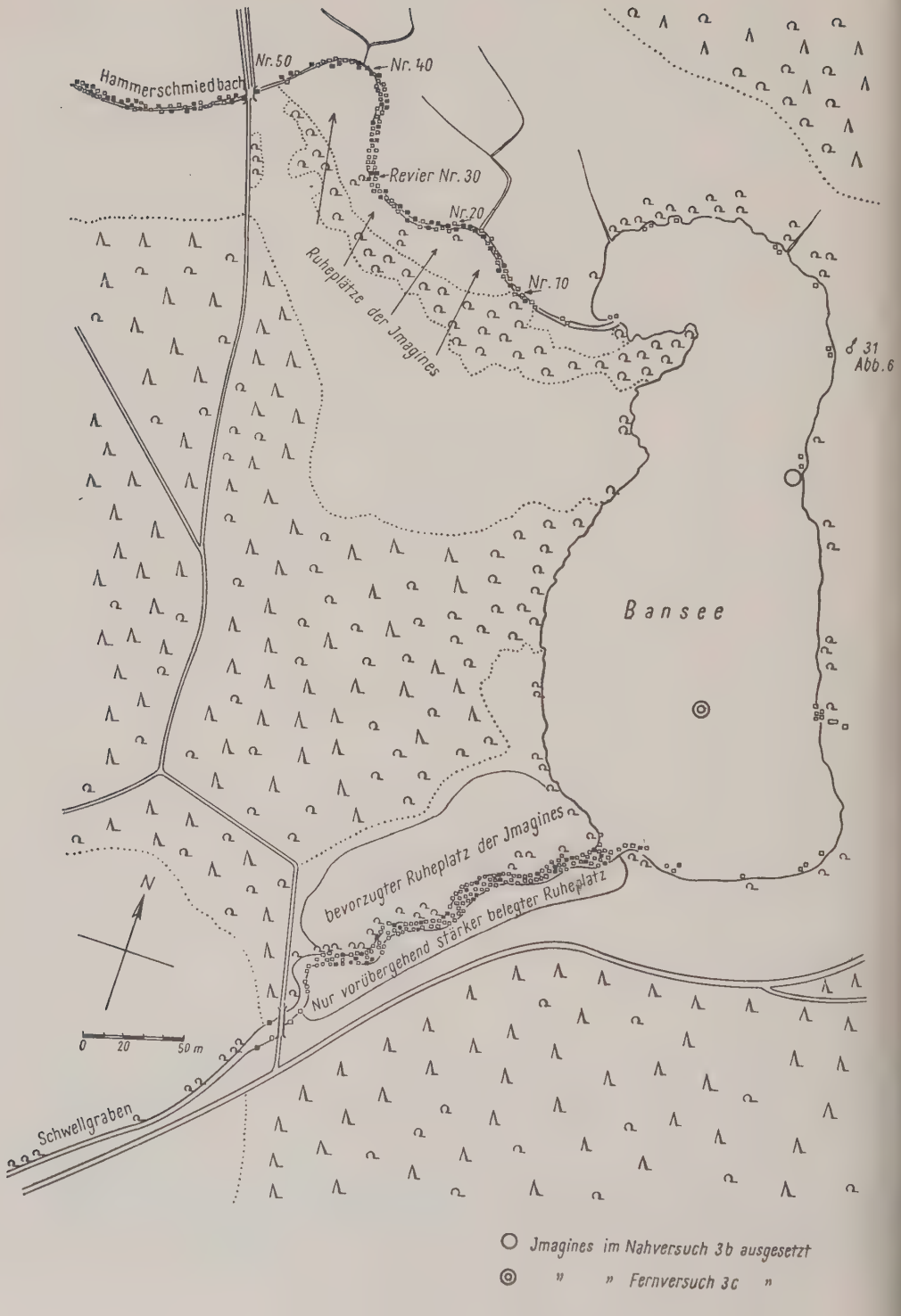
Weitaus die meisten Tiere bleiben also am Aussetzungsort. Aber es gibt auch einige Wiederfunde am Herkunftsort; das gilt vor allem für die *splendens*-Männchen in Versuch 3b. Ich glaube jedoch nicht, daß man hier von einem echten „Heimwärtsstreben" sprechen darf. Zur Kontrolle habe ich am Schwellgraben bzw. Hammerschmiedbach Tiere gefangen, markiert und am Fangort wieder ausgesetzt (Versuch 2a, 2b).

Auch hier kommen Abwanderungen an den anderen Bach vor, und zwar wie bei den Versetzungsversuchen bevorzugt in Richtung vom Hammerschmiedbach

←

Abb. 8. Von den Imagines zurückgelegte Wanderstrecken am Hammerschmiedbach (15. 7. bis 6. 8. 54). Prozentualer Anteil je Wanderstrecke (100% = Gesamtzahl der auf einer Beobachtungsstrecke von 400 m aufgefundenen Individuen). 70 bis 90% der wiedergefundenen Imagines legten während der Beobachtungszeit kaum mehr als 200 m zurück, ja der größere Teil blieb in einem Bereich von 10 bis 100 m.

Abb. 9. Von den Imagines zurückgelegte Wanderstrecken am Hammerschmiedbach (15. 7. bis 6. 8. 54). Durchschnittliche Beobachtungsdauer der Imagines innerhalb verschiedener Wanderstrecken. Von 135 wiedergefundenen Imagines waren 23 mehr als 10 Tage am Hammerschmiedbach oder den benachbarten Gewässern anzutreffen. Die übrigen konnten durchschnittlich 6 Tage lang beobachtet werden.


Hammerschmiedbach
Nr. 50
Nr. 40
Revier Nr. 30
Nr. 20
Nr. 10
Ruheplätze der Imagines
♂ 31
Abb. 6
Bansee
bevorzugter Ruheplatz der Imagines
Nur vorübergehend stärker belegter Ruheplatz
N
0 20 50 m
Schwellgraben
○ Imagines im Nahversuch 3b ausgesetzt
◎ " " Fernversuch 3c "

abelle 1. Verbleib markierter Imagines an Hammerschmiedbach und Schwellgraben

Versuch Nr.	Gefangen und ausgesetzt am	Zahl der Markierten	Wiederfunde	Wo aufgefunden	
				am Heimatbach	woanders
a 5. 7. bis 8. 54	Hammerschmiedbach	210 51 *virgo*-♂♂ 14 *virgo*-♀♀ 96 *spl.*-♂♂ 49 *spl.*-♀♀	135 = 64% der Markierten 32 *virgo*-♂♂ 7 *virgo*-♀♀ 64 *spl.*-♂♂ 32 *spl.*-♀♀	103 = 76% der Wiederfunde 24 *virgo*-♂♂ 6 *virgo*-♀♀ 47 *spl.*-♂♂ 26 *spl.*-♀♀ davon: weiter bachabwärts: 3 *spl.*-♂♂ 2 *spl.*-♀♀	32 = 24% der Wiederfunde Schwellgraben: 6 *virgo*-♂♂ 1 *virgo*-♀ 17 *spl.*-♂♂ 5 *spl.*-♀♀
b 0. 7. bis 7. 7. 54	Schwellgraben	63 *spl.*-♂♂	29 *spl.*-♂♂ = 46% der Markierten	26 *spl.*-♂♂ = 89% der Wiederfunde davon: 9 weiter bachabwärts	3 *spl.*-♂♂ = 11% der Wiederfunde

ım Schwellgraben. Die „Rückwanderungen" nach dem Versetzen sind also nicht s Heimkehrtendenz zu werten. Auffallend ist, daß besonders die *splendens*-ännchen eine Neigung zum Abwandern in den Schwellgraben zeigen (bach-ɔwärts gerichtete Wanderung!).

Versetzte Imagines verhalten sich somit am neuen Standort wie am Heimat-ewässer. Sie kehren in der Regel nicht an den alten Aufenthaltsort zurück, ndern bleiben am Versetzungsort meist in einem Bereich von 30 bis 150 m.

II. DAS VORKOMMEN DER IMAGINES AM STEHENDEN WASSER

Bleiben die Imagines auch dann am neuen Standort und bilden die Männchen er ihre Reviere, wenn sie am neuen Platz keine Wasserströmung vorfinden? In der Natur gibt es alle Übergänge von strömendem zu stehendem Wasser. aher war zunächst zu klären, wie sich die Imagines unter natürlichen Be-ngungen am stehenden und an der Grenze zum strömenden Wasser verhalten.

ɔb. 10. An Hammerschmiedbach, Schwellgraben und Bansee im Sommer 1954 bezogene Reviere von *C. virgo* (■) und *C. splendens* (□).

ı Sommer 1954 fand ich am Hammerschmiedbach in den letzten 350 m bis zur Einmündung den Bansee 146 Reviere (67 von *virgo*, 79 von *splendens*), im Schwellgraben bis 250 m nach rlassen des Sees 163 Reviere (40 von *virgo*, 123 von *splendens*). Am Bansee (Uferlänge = 870 m) ren Männchen — wenigstens für mehrere Stunden — nur an insgesamt 22 verschiedenen ellen im Revier (3 *virgo*, 19 *splendens*). Sämtliche Reviere lagen auf der freien N-, O- und S-Seite des Sees.

1. *Verhalten der Imagines an natürlichen Gewässern mit nur sehr geringer oder fehlender Wasserbewegung*

An Fließgewässern, die nur zeitweise stärker strömen oder in denen stagnierende Strecken mit stärker fließenden abwechseln, kann man den Imagines beider Arten auch im Bereich des stehenden Wassers begegnen; die Larven sind dagegen viel deutlicher an die Wasserströmung gebunden. Die Männchen haben in Bächen mit schwacher oder vorübergehend fehlender Fließbewegung jedoch nicht so häufig Reviere. Damit wird es zusammenhängen, daß man die Weibchen in solchen Abschnitten bisweilen unmittelbar am Ufer antrifft; die neutrale Zone (S. 109) erreicht hier unter Umständen das freie Wasser. Ihre in Fließgewässern weiter landeinwärts gelegene Grenze dürfte daher auch durch das Verhalten der Männchen am Tagesstandort bedingt sein.

Unterschiedlich ist das Verteilungsbild dort, wo stark strömende und fast unbewegte Wasserarme dicht nebeneinander liegen.

Bei Meisham schließt an die Ischler Achen, nur 30 bis 50 cm vom Bachufer entfernt, ein strömungsloser Altwasserarm von 9 m Länge, 30 cm Tiefe und 4 m Breite an, der gut gegliederte und dicht mit *Phragmites* bestandene Ufer aufweist und bei Hochwasser stets Frischwasser aus der Ischler Achen erhält (Abb. 1). Männchen wie Weibchen von *C. splendens* sind in diesem Altwasserarm nicht selten, verhalten sich hier aber wie in der neutralen Zone. Nie sah ich Männchen in Revieren, obgleich sich diese in der unmittelbar angrenzenden Ischler Achen in dichter Folge ablösten. Nur einmal entdeckte ich ein Weibchen an der dem Bach zugewandten Seite beim Ablegen in *Phragmites*-Blättern. Larven habe ich nicht gefunden.

Man mag einwenden, daß die Männchen in dem nur 9 m langen Arm keine so gute Sicht haben, wie in der angrenzenden Ischler Achen und daher diese (vielleicht auch wegen der besseren Ablagemöglichkeiten) bevorzugen.

Aber auch bei Martinsholzen und Manthalhammer Mühle finden wir Reviere fast nur im Hauptbach, obgleich der langsam fließende Nebenbach dem Kellerbach über große Strecken im Abstand von nur wenigen Metern parallel läuft (Abb. 8, Bd. 44, H. 1, S. 67).

An Seen, Teichen und anderen Kleingewässern fehlen die Imagines meist völlig oder sie treten vor allem im Bereich der Bachmündungen oder -ausflüsse vereinzelt auf.

Freilich, ganz *Calopteryx*-frei ist auch der See nicht, wenn an ihn Fließgewässer unmittelbar anschließen. Am Bansee (Uferlänge 870 m; Abb. 10) sah ich im Sommer 1954 an 22 Stellen Männchen im Revier (3 *virgo*, 19 *splendens*), und zwar ausschließlich an der Nord-, Ost- und Südseite, zum Teil mehr als 100 m vom nächsten Bach entfernt. Auf der Westseite (Zufluß des Hammerschmiedbaches, Abfluß des Schwellgrabens, beide Bäche dicht mit Revieren belegt) begegnete ich nur streunenden Tieren beiderlei Geschlechts. Die Reviere lagen meist einzeln, grenzten selten aneinander. Gestaltung der Reviere, Wahl auffallender Standorte (bis 2 m vom Ufer), Verhalten der Revierbesitzer (auch Kopulationen) waren wie an den Fließgewässern. Weibchen zeigten sich selten (im Sommer 1954 im ganzen 10 *virgo*- und 42 *splendens*-Weibchen gezählt); Eiablagen sah ich nur sehr vereinzelt (1 *virgo*, 3 *splendens*, Abb. 6). Am See markierte Tiere beiderlei Geschlechts konnten hier immerhin bis zu 8 Tage lang beobachtet werden, die Männchen meist auch bei schönem Wetter streunend. Von insgesamt 49 am Bansee markierten *splendens* (35 Männchen, 14 Weibchen) fand ich 8 Männchen und 3 Weibchen am

chwellgraben, 2 Männchen am Hammerschmiedbach, 14 Männchen und 7 Weibchen begegnete ich nur am Bansee.

Trotz gut gegliederter Ufer, günstiger Ablagemöglichkeiten für die Weibchen nd Anschluß an Fließgewässer (besonders an den Schwellgraben) wird der Bansee von den Imagines somit nur schwach besiedelt. Die Reviere bleiben auch bei urchaus günstigen Bedingungen meist nur kurze Zeit bestehen. Allerdings haben ie Männchen nur in seltenen Fällen Anschluß an einen Partner. Auffallend ist ie große Zahl von streunenden Individuen (besonders Männchen von *splendens*), ie auch bei mehrtägigem Aufenthalt am Seeufer nur wenig Neigung zur Revierildung zeigen. Weibchen legen die Eier im See selbst bei völlig unbewegter Vasseroberfläche ab.

Im angrenzenden Schwellgrabenausfluß kann die Fließbewegung des Oberächenwassers bereits bei mäßigem Südwestwind völlig zum Stillstand kommen, ährend der Bansee zur gleichen Zeit deutlich gerichtete Wasserströmungen aufeist (Strömungsgeschwindigkeit = 0,5 bis 3 cm/sec). Aber auch dies ändert ichts an der unterschiedlichen Verteilung der Imagines. Ebenso fand ich an der lten Ischler Achen Reviere beider Arten an Stellen, die durch vorübergehenden tau keinerlei Strömung besaßen. Es ist also ganz fraglich, ja unwahrscheinlich, aß die Bindung der Imagines an das Fließgewässer unmittelbar durch die Wasserewegung bedingt wird.

. *Bleiben die Männchen auch bei künstlich verminderter oder abgestellter Wasserströmung in ihren Revieren am Bach?*

In der Ischler Achen bei Meisham sperrte ich zwei Bachstellen auf eine Strecke on 7 m jeweils bis zur Bachmitte mit kräftigen, bis zum Bachgrund reichenden nd an Eisenstangen befestigten Tüchern ab (Abb. 1, Abschnitt 10 bis 20 und 32 bis 145). Zunächst (Versuch 4a, Abb. 11) blieb eine sehr schwache Strömung rhalten (Strömungsgeschwindigkeit = 0 bis 1,5 cm/sec), da ich die bachabwärts erichtete Seite offen ließ. Trotz der veränderten Bedingungen bezogen die Männnen ihre alten Reviere. Es stellten sich auch weitere Männchen ein, so daß sich ım Teil heftige Revierkämpfe abspielten, in deren Verlauf zwei Revierinhaber ogar von neu einfliegenden Männchen vertrieben wurden. Paarung und Eiablage ollzogen sich wie früher, als die Stromgeschwindigkeit noch 18 bis 25 cm/sec etrug. Die Reviere blieben auch an den folgenden Schönwettertagen nahezu egelmäßig von mehreren Männchen belegt.

Das gleiche Ergebnis erhielt ich, als ich 80 m weiter bachabwärts in einem Beeich von 7 m Länge und bis 2 m Breite die Strömung ganz abstellte (Versuch 4b). Viederum stieg die Zahl der einfliegenden Männchen und entwickelten sich heftige evierkämpfe. Die Männchen blieben zum Teil 3 bis 7 Tage am gleichen Platz. opulationen und Eiablagen waren vor allem in den Abendstunden häufig.

Gerichtete Wasserbewegung ist also, wie schon die Beobachtungen am See eigten, für die Revierbildung nicht Voraussetzung. Den Männchen standen nmittelbar neben dem abgesperrten Bereich geeignete Reviere mit stärker trömendem Wasser reichlich zur Verfügung. Sie wanderten aber nicht dorthin b. Die mit der Absperrung verbundene Umgrenzung des Standortes (der weiße toff ragte 2 bis 5 cm aus dem Wasser) schien sogar eine besondere Anziehungsraft auf die Männchen auszuüben.

Die Imagines waren in diesen Versuchen jedoch stets von stärker strömendem Vasser umgeben. Aber auch an Stellen, wo Mühlen oder Sägewerke in den Bach-

lauf eingeschaltet sind, ist bei Stauung des ganzen Laufes keine Änderung der Individuendichte zu erkennen, obwohl ein Ausweichen in den stark strömenden Überlaufbach möglich wäre (Abb. 12). Im Heimatgewässer verlassen die Imagines somit ihre Standorte bei Ausfallen der Wasserbewegung nicht.

Abb. 11. *Splendens*-Reviere an der Ischler Achen, 4 Stunden nach Abstellen der Wasserströmung. Auch bei sehr schwacher oder fehlender Wasserbewegung bleiben die Männchen in ihren Revieren (Männchen Nr. 102 und Nr. 112). Männchen Nr. 103 und Nr. 114 flogen erst nach Abstellen der Wasserströmung ein. Nr. 103 vertrieb hierbei den ehemaligen Revierbesitzer (Nr. 4) und nahm nun dessen Platz ein.

Abb. 12. Mühle von Leiten mit Ischler Achen und Überlaufbach. Auch bei wechselweisem Stau weichen die Imagines nicht in den jeweils strömenden Seitenarm aus.

3. *Wählen die Imagines zwischen See und Bach?*

Um hierüber Aufschluß zu gewinnen, versetzte ich markierte Tiere (ausschließ-
ch *C. splendens*) von fließendem an stehendes Wasser.

Zunächst (Versuch 5a, Sommer 1954) setzte ich bei einbrechender Dunkel-
eit 27 Männchen und 12 Weibchen von *C. splendens* an einem kleinen, völlig
olierten Tümpel (Kraterteich) aus. Aber keines der Tiere blieb am nächsten
ag hier. Anfangs flogen sie im Uferbereich und über dem Teich, manche dann,
ım Teil in Spiralen, in die Höhe, kehrten wieder zurück oder landeten in den
mgebenden Wiesen und Äckern, wo ich sie aus den Augen verlor. Bis Mittag war
ein Tier mehr am Teich zu finden, auch nicht an den umgebenden Fließgewässern.

Zwei weitere Versetzungsversuche mit mehr Tieren fasse ich in Tabelle 3 (S. 121)
ısammen.

Beim Nahversuch (Nr. 5b) waren also die meisten Tiere in die benachbarten
ließgewässer gewandert; dabei war der Herkunftsbach bevorzugt. Ortskenntnis
ar, wenn auch unwahrscheinlich, doch nicht ausgeschlossen. Daher machte ich
en Fernversetzungsversuch (Nr. 5c, Distanz 2,5 km). Auch hier wanderte die
ehrzahl vom Bansee an den Schwellgraben ab. Nur 1 Männchen hatte die Mün-
ung des Schwellgrabens in die Ischler Achen (= 800 m) erreicht, war aber an
ieser nicht in Richtung Herkunftsort, sondern 1,2 km weiter bachaufwärts gezogen.

Die Versuche zeigen deutlich, daß fließende Gewässer bevorzugt werden, vor
lem der vom Bansee aus leicht erreichbare Schwellgraben. Es ist unwahrschein-
:h, daß hierfür das unmittelbare Wahrnehmen der Strömung verantwortlich ist.
ie Fließgeschwindigkeit am Schwellgraben betrug in der Versuchszeit nur 1 bis
cm/sec. Aber auch am Bansee waren fast stets schwache Strömungen (0,5 bis
cm/sec) zu bemerken.

Sehr deutlich ist die Abneigung der Tiere, große freie Wasserflächen zu über-
egen. Bei Versuch 5c ließ ich die Markierten bei Tage auf dem Bansee vom
oot aus frei. Oft stiegen sie vom Kahn in vielen Spiralen bis in 5 bis 8 m, ja ver-
nzelt 15 m Höhe auf und flogen dann im Gleitflug zum nächstliegenden Ufer.
ei größerer Entfernung des Kahns vom Ufer (mehr als 60 m) wurden meist be-
nders markante Stellen angeflogen, wie Bäume, Waldkanten und Hütten. Bei
ugstrecken von mehr als 150 m erreichten stets einige Tiere das Ufer nicht
ehr und gingen auf der Seefläche nieder. 60 m vor dem Seeabfluß nahmen sie,
Spiralen fliegend, nicht Richtung auf den Schwellgraben, sondern flogen zu-
eist zum 80 m entfernt liegenden Südufer.

Nach Sonnenuntergang konnte ich die Tiere nicht mehr zum Auffliegen bewegen.
ıch bei Wolkenbedeckung kehrten sie nach dem Trinken häufig zum Kahn zurück.

Die Imagines fliegen meist nur kurze Strecken ohne Unterbrechung (20 bis 30 m,
Ausnahmefällen 150 bis 200 m). Seeüberquerungen über mehr als 150 m beob-
htete ich nicht. Aus der Ischler Achen und dem Schwellgraben an den Bansee
rsetzte Tiere können daher nicht, wie am Heimatstandort, das Gewässer über-
egen. So kann auch die Größe der freien Wasserfläche, für die bereits eine
ndestgrenze gefunden wurde (S. 63, Bd. 44, H. 1), von Bedeutung für die
andortbindung sein.

III. DIE STANDORTBINDUNG DER IMAGINES IN ABHÄNGIGKEIT VON DER INDIVIDUENDICHTE

Am Bansee beobachtete ich häufig Männchen, welche am Seeufer entlang flogen,
ch für mehrere Stunden an einer Stelle blieben, dann wieder von neuem in
ıem Bereich umherzufliegen begannen. Nicht selten trafen sie dabei auf andere

Tabelle 2. Versetzungsversuche im Bereich Hammerschmiedbach — Bansee — Schwellgraben (*spl.* = *splendens*)

Versuch Nr.	Versetzung	Distanz	Zahl der markierten Imagines	Wiederfunde	Wo wiedergefunden: am Aussetzungsort	am Herkunftsort	anderswo
3a 1. 8.—12. 8. 54	Hammerschmiedbach → abwärts am gleichen Bach	200 m	77 19 *virgo*-♂♂ 3 *virgo*-♀♀ 31 *spl.*-♂♂ 24 *spl.*-♀♀	21 = 27%	15 3 *virgo*-♂♂ 1 *virgo*-♀ 7 *spl.*-♂♂ 4 *spl.*-♀♀	1 *spl.*-♂ — 1 *spl.*-♂ weiter bachaufwärts	Bansee: 3 2 *virgo*-♂♂ 1 *spl.*-♂ Schwellgraben: 1 *spl.*-♂
3b 22. 7.— 6. 8. 54	Schwellgraben → Hammerschmiedbach	400 m	214 53 *virgo*-♂♂ 15 *virgo*-♀♀ 98 *spl.*-♂♂ 48 *spl.*-♀♀	93 = 43%	70 14 *virgo*-♂♂ 4 *virgo*-♀♀ 43 *spl.*-♂♂ 9 *spl.*-♀♀ davon: weiter aufwärts am gleichen Bach: 6 1 *virgo*-♂ 4 *spl.*-♂♂ 1 *spl.*-♀	15 1 *virgo*-♂ 14 *spl.*-♂♂ ferner 1 *spl.*-♂, das vorher 9 Tage am Aussetzort gesehen wurde	Bansee: 1 1 *spl.*-♂
3c 30. 7.—12. 8. 54	Hammerschmiedbach → Schwellgraben	400 m	122 29 *virgo*-♂♂ 16 *virgo*-♀♀ 47 *spl.*-♂♂ 30 *spl.*-♀♀	23 = 19%	15 3 *virgo*-♂♂ 8 *spl.*-♂♂ 4 *spl.*-♀♀ davon: weiter abwärts am gleichen Bach: 6 1 *virgo*-♂ 4 *spl.*-♂♂ 1 *spl.*-♀	2 *spl.*-♂♂	

Zusammen:	413	137 = 33% der Markierten	112 = 82% der Wiederfunde	20 = 15% der Wiederfunde	5 = 3% der Wiederfunde

Tabelle 3. Verbleib von an den Bansee versetzten Imagines von *C. splendens*

Versuch Nr.	Herkunft der Tiere	Aussetzungsort	Distanz Herkunftsort-Aussetzort	Zahl der Markierten	6 Tage nach dem Aussetzen wiedergefunden			
					insgesamt	am Aussetzort	am Herkunftsort	anderswo
5b 4.8.—12.8.54	Schwellgraben	Bansee-Ostufer	200 m	211 142 ♂♂ 69 ♀♀	49 35 ♂♂ 14 ♀♀ = 23%	11 6 ♂♂ 5 ♀♀ = 22% der Wiederfunde	31 22 ♂♂ 9 ♀♀ = 64% der Wiederfunde	Hammerschmiedbach: 7 ♂♂ = 14% der Wiederfunde
5c 8.9.—15.9.54	Ischler Achen	Bansee-Mitte	2,5 km	184 159 ♂♂ 25 ♀♀	53 46 ♂♂ 7 ♀♀ = 29%	16 14 ♂♂ 2 ♀♀ = 30% der Wiederfunde	— 1 ♂ am Heimatgewässer, jedoch 3,5 km bachaufwärts vom Herkunftsort = 2% der Wiederfunde	Schwellgraben: 26 ♂♂ 5 ♀♀ Hammerschmiedbach: 5 ♂♂ zus.: 36 = 68% der Wiederfunde

Männchen und lösten bei diesen Anflugreaktionen aus, die oft viele Stunden dauerten; danach kehrte jedes an einen bestimmten Standort in der Nähe des Partners zurück. In anderen Fällen schloß sich das Standortmännchen dem streunenden Artgenossen an und war mit diesem zusammen zum Teil über 1 bis 2 Tage am See zu beobachten.

Überquerten Männchen bei ihren Streifzügen den Seeausfluß, reagierten sie fast regelmäßig auf die Anflüge der dortigen Artgenossen, wurden so am Bach festgehalten und gründeten verschiedentlich dicht am Seeausfluß ein Revier. Andere zogen etwas weiter bachabwärts und blieben dort zum Teil für 3 bis 6 Tage. Auch in den Versetzungsversuchen blieben sie am fremden Fließgewässer wesentlich länger ortsfest als am Bansee.

Es hat also den Anschein, daß die Männchen vor allem durch den Anschluß an einen größeren Individuenverband am Fließgewässer festgehalten werden. Vielleicht gilt das gleiche auch für Weibchen, die nicht selten an Stellen mit hoher Revierdichte anzutreffen sind.

Ähnliche Befunde liegen auch aus anderen Fließgewässern vor. Nach länger dauernden Schlechtwetterperioden und besonders im Herbst nach Frostnächten nimmt selbst an der dicht besiedelten Ischler Achen die Individuenzahl stark ab (auf einer Strecke von 700 bis 1000 m nicht mehr als 3 bis 10 Männchen). Diese schlossen sich meist in kleinen Gruppen zu 3 bis 7 Individuen zusammen. Das eine oder andere bezog ein „Revier", wurde von den anderen angeflogen und zum Abwehren veranlaßt; dann flog der Schwarm wieder auf, und 10 bis 30 m weiter bachabwärts oder -aufwärts wiederholte sich das gleiche Spiel.

Die früher für die Revierbildung genannten Voraussetzungen (S. 105) reichen also nicht aus, wenn hierzu die Lösung aus einem größeren Individuenverband notwendig ist. Die Bindung an den Artgenossen wird durch die Belegungsdichte und die Standorttreue der Imagines stark beeinflußt.

Am Oberlauf des Hammerschmiedbaches (Abb. 16, Bd. 44, H. 1, S. 75), in welchem nur die Larven von *C. virgo* vorkommen, sind die Imagines von *C. splendens* sehr selten; sie streunen umher, bilden keine Reviere, wandern vielmehr bachabwärts (Beobachtungen an einigen markierten Tieren). Erst vom Mittellauf an und dann immer häufiger bis zur Mündung sieht man Reviere (entsprechend der zunehmenden Zahl an *splendens*-Larven, die dort schlüpfen). Die Abneigung gegen Vereinzelung ist also deutlich. Ähnlich liegen die Dinge an der Ohe zwischen Grubhof und Niederalteich und ferner dort, wo bei benachbarten Bächen nur an einem Imagines schlüpfen und weiterhin zumeist am Heimatbach bleiben (S. 116).

Der bei fehlendem Anschluß an die Artgenossen verstärkte Wandertrieb der Männchen (und der Weibchen?) sowie der Trieb zum Kontakt mit dem Partner (oder zur Fortpflanzung?) führt isolierte Tiere bei ihren Wanderungen unter Umständen anderen Populationen zu und damit in die für die Larven günstigen Lebensräume.

Ob die Imagines an der Grenze von See zu Fließgewässer allein durch den Anschluß an Artgenossen in letzteres verwiesen werden, was vor allem die Beobachtungen an Bachabschnitten mit wechselnder Besiedelungsdichte zeigen, oder ob die Bindung an den Bach noch zusätzlich durch die geringere Größe der freien Wasserfläche oder andere den Bach auszeichnende Bedingungen bewirkt wird, kann ich nicht sagen. Wie die Versuche in den Revieren mit abgestellter Strömung und andere Beobachtungen lehren, hat die Fließbewegung des Wassers hieran keinen entscheidenden Anteil.

Die Imagines zeigen also im allgemeinen nur innerhalb einer größeren Individuengesellschaft der gleichen Art und damit nur in Fließgewässern, die ihren Ansprüchen genügen, eine stärkere Bindung an den Standort. Die Männchen beziehen mit geringen Ausnahmen nur hier über längere Zeit ihre Reviere. Da Paarung und Eiablage in der Regel innerhalb der Reviere erfolgen, die Imagines sich im Laufe ihres Lebens zudem meist nicht mehr als 10 bis 200 m vom Schlüpfort entfernen, bleiben die für die Larven günstigen Lebensbedingungen auch für die Nachkommenschaft erhalten.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Imagines entfernen sich meist nicht mehr als 10 bis 200 m vom Schlüpfort. In benachbarte Fließgewässer versetzte Tiere bleiben in der Regel am Versetzungsort und kehren nicht in das Heimatgewässer zurück.

2. Die Männchen beziehen an den Gewässern Reviere, innerhalb welcher sie den Weibchen den Ort der Eiablage zuweisen. Exposition des Standortes, morphologische Begrenzung des Verteidigungsrevieres, Möglichkeit zur Eiablage für das Weibchen sowie Zahl und Verhalten der Artgenossen bestimmen die Wahl des Revieres. Im Durchschnitt wird das gleiche Revier 2 bis 3 Tage lang, vereinzelt bis 8 Tage und mehr, bezogen.

3. Während der Nacht und bei ungünstiger Witterung suchen die Imagines meist über viele Tage hin den gleichen Ruheplatz auf. Er befindet sich in der neutralen Zone, in welcher Männchen und Weibchen nicht aufeinander reagieren. Die neutrale Zone beginnt 10 bis 80 cm ufereinwärts.

4. Gerichtete Wasserbewegung ist für die Revierbildung nicht Voraussetzung. Auch bei Abstellen der Strömung verlassen die Männchen ihre Standorte im Heimatgewässer nicht. Im Versetzungsversuch wird jedoch der mit Individuen der gleichen Art besiedelte Bach vor dem *Calopteryx*-freien See bevorzugt.

5. Bei fehlendem Anschluß an Artgenossen geben die Männchen die Bindung an den Standort in der Regel auf. Hierdurch werden sie von Gewässern ferngehalten, in welchen Larven der gleichen Art fehlen oder nicht zur Imago zu schlüpfen vermögen.

6. Physiologische Ansprüche und Verhalten der Larven, wie Bindung der Imagines an Standort und Artgenossen, beschränken die beiden *Calopteryx*-Arten auf fließende Gewässer und binden sie innerhalb derselben an den ihren Bedürfnissen entsprechenden Lebensraum.

Literatur

Buchholtz, Chr., 1951: Untersuchungen an der Libellengattung *Calopteryx* Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. Zschr. Tierpsychol. 8.

Buschnig, R., 1905: Kärntnerische Libellenstudien. Cerinthia **1**—**2**.

Schmidt, E., 1926: Beobachtungen aus dem Leben der *Calopteryx splendens* und anderer einheimischer Libellen. Konowia **5**.

– 1953: Über das Schlußlicht am Abdomenende von Libellen. Die Naturwiss. **40**, H. 12.

Wesenberg-Lund, C., 1913/14: Odonatenstudien. Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. **6**

Weitere Literatur s. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1959, Bd. 44, H. 1, S. 128—130.

Dr. Rudolf Zahner
Institut für Seenforschung
und Seenbewirtschaftung
Langenargen am Bodensee

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	125—131

Otto Siebeck

Biologische Station Lunz, Niederösterreich

DIE BEDEUTUNG VON ALTER UND GESCHLECHT FÜR DIE HORIZONTALVERTEILUNG PLANKTISCHER CRUSTACEEN IM LUNZER OBERSEE

Aus zahlreichen Freilanduntersuchungen liegen bis heute Informationen über die vertikale Verteilung des Planktons vor (vgl. Literatur über Planktonwanderungen), aus welchen Rückschlüsse auf das Verhalten der Planktonorganismen gewonnen werden können.

Erst in neuerer Zeit gewinnt auch die Frage der Horizontalverteilung an Bedeutung. Aus dem Vergleich der bisher vorliegenden Untersuchungen (Ruttner 1929/30, Tonolli 1949, Berzins 1958 u. a.) und einzelnen Beobachtungen (Ruttner 1929/30, Gessner 1953, Schröder 1959) ergibt sich eine breite Skala möglicher Unterschiede in der Horizontalverteilung, die von kleinen, lokal begrenzten bis zu jenen großräumigen Unterschieden führt, wie sie Elster (1958) auf Grund früherer Untersuchungen vom Bodensee beschreibt.

Bekannte Ursachen einer ungleichen Horizontalverteilung sind bis heute vornehmlich hydrographische Faktoren: Strömungseffekte (Ragotzkie & Bryson 1953), Staueffekte, Seiches und innerhalb größerer Gewässer auch Produktionsdifferenzen (Elster 1958). Außer der Tatsache der Schwarmbildung, die ebenfalls zu ungleicher Horizontalverteilung führen kann, ist über biologische Faktoren weniger bekannt. Die folgenden Beobachtungen liefern ein Beispiel, wie sich durch verschiedenartige Verhaltensweisen verschiedener Altersstadien und der Geschlechter beträchtliche Unterschiede in der Horizontalverteilung einer Planktonart ergeben können[1]).

Die Arbeiten wurden neben einer Doktorarbeit, die von Herrn Prof. Dr. Fritz Gessner angeregt und von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt wurde, im Lunzer Obersee durchgeführt. Weitere Untersuchungen sind geplant.

Der Lunzer Obersee umfaßt eine Gesamtfläche von 78574 m² und gliedert sich in vier tiefere Becken, welche durch flachere Abschnitte miteinander verbunden sind. Die Untersuchungen wurden auf das im westlichen Teil des Sees gelegene Hauptbecken beschränkt, dessen maximale Tiefe 15 m beträgt. Die Planktonfänge wurden in drei verschiedenen Arealen durchgeführt (Abb. 1 und 2).

Als Fanggerät diente ein 4 l fassender Wasserschöpfer. Die Fänge erfolgten innerhalb der angegebenen Areale vom treibenden Boot aus. Stets wurden vier Schöpfproben (16 l) zusammengefaßt. Sie werden im folgenden als Stichprobe bezeichnet.

---

[1]) Die Beobachtungen wurden erstmals im Jahre 1957 gemacht. Im Jahre 1958 war der See vor den letzten wichtigen Untersuchungen Mitte Oktober bereits eingeschneit, so daß erst 1959 das für die statistische Behandlung notwendige Zahlenmaterial gewonnen werden konnte.

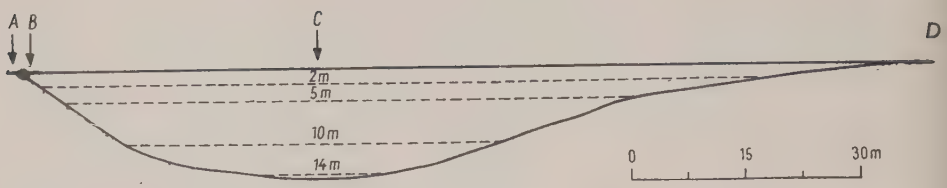


Abb. 1. Lotungsprofil des westlichen Hauptbeckens zwischen Westufer und Insel. (Nach Angaben von G. GÖTZINGER, 1912, angefertigt.)

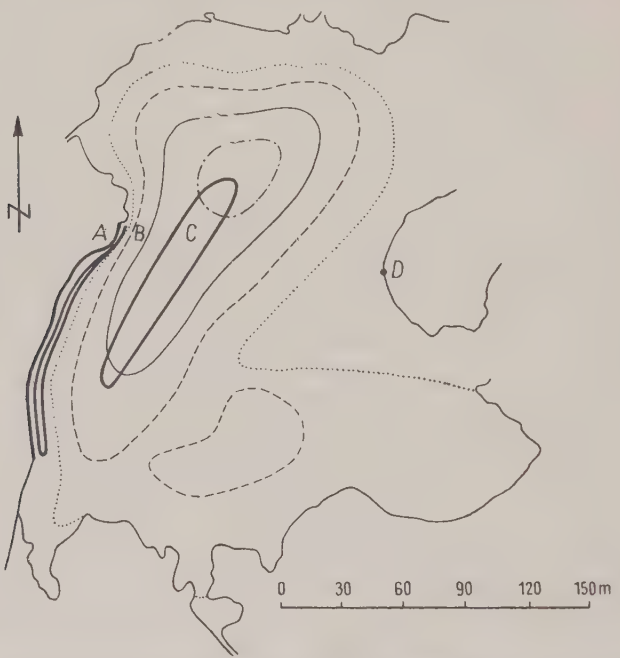


Abb. 2. Karte des westlichen Hauptbeckens mit Lagebezeichnung der Fangareale A, B und C. (Karte nach GÖTZINGER, 1912, vereinfacht).

1. Areal, A: Bereich des westlichen Flachufers in unmittelbarer Ufernähe bei 0,1 bis 0,5 m Tiefe längs der Uferlinie. Die Fangproben wurden zwischen Oberfläche und Grund entnommen.

2. Areal, B: Bereich des westlichen Flachufers über einer Tiefe von 1,0 bis 1,5 m längs der Uferlinie. Die Fänge wurden auf die Wasserschicht zwischen 0 und 1 m beschränkt.

3. Areal, C: Bereich des Pelagials über der 10 m Isobathe. Die Fänge wurden zwischen 0 und 1 m und 1 und 10 m durchgeführt und getrennt behandelt.

Vor der Schilderung und Darstellung der einzelnen Fangergebnisse seien einige notwendige Bemerkungen über das jahreszeitliche Auftreten der berücksichtigten Planktoncrustaceen vorangestellt.

Der Lunzer Obersee ist in der Regel zwischen Anfang November bis Mitte Mai von einer mehr oder minder hohen Schnee-Eis-Schicht bedeckt. Nach der Schneeschmelze ist der See äußerst arm an Crustaceenplankton. Der weitere Verlauf der

ahreszeitlichen Entwicklung gestaltet sich bei *Acanthodiaptomus denticornis* und *Daphnia longispina* wie folgt:

Acanthodiaptomus denticornis

Nach der Eisschmelze vertreten zunächst nur die Nauplien diese Art. Im Juli besteht der Fang neben zahlreichen geschlechtsreifen Tieren immer noch zum überwiegenden Teil aus den ältesten Jugendstadien. Nur wenige Nauplien werden noch angetroffen. Im September und Oktober setzt sich der Fang fast ausschließlich aus geschlechtsreifen Tieren zusammen. Das frühzeitige Fehlen der Jugendstadien führt zu der Vermutung, daß nur jeweils eine Generation den See pro Jahr bevölkert. Die folgende Generation würde sich dann allein aus den im Herbst abgelegten Wintereiern entwickeln.

Daphnia longispina

Nach der Eisschmelze sind nur wenige Tiere, sowohl Jugendstadien als auch fortpflanzungsfähige Weibchen in der Tiefe des Sees vorhanden. Im Juli ist die Zahl immer noch verhältnismäßig gering, steigt dann aber rasch an. Im September und Oktober sind die Daphnien in außerordentlich großer Menge vertreten. Männchen fängt man im Laufe des September in zunehmendem Maße, und Mitte Oktober trägt die Mehrzahl der Weibchen Ephippialeier

Im Verlauf der jahreszeitlichen Entwicklung der aufeinanderfolgenden Alters adien ergeben sich im Falle der Diaptomiden und der Daphnien bemerkenswerte nterschiede in der Horizontalverteilung. Das vorliegende Zahlenmaterial reicht cht aus, um zu den entsprechenden Zeiten für die verschiedenen Altersstadien präsentative Zahlen anzugeben. In Tabelle 1 sind die Fangergebnisse daher nur grober Weise dargestellt, die jedoch ausreichen, die bedeutenden Umschichtungen r Horizontalverteilung durch die Zunahme der Altersstadien zu veranschaulichen

Im einzelnen führten die Untersuchungen, die stets bei gleicher Witterung durchführt wurden (Bewölkung $^0/_{10}$ bis $^3/_{10}$, Fangzeit 10 bis 14 Uhr), zu folgenden gebnissen:

Acanthodiaptomus denticornis

Nach der Eisschmelze bis Ende Mai sind Nauplien nur in den tieferen Schichten des Sees, keinesfalls im Bereich der flachen Uferregion anzutreffen. Wenn im Juli die Hauptmasse aus Jugendstadien besteht, aber auch schon zahlreiche geschlechtsreife Individuen vorhanden sind, bleiben die flachen Uferpartien, vor allem in Areal A, frei von Tieren. Völlig verändert ist das Verteilungsbild im Oktober. Bis unmittelbar am Ufersaum, in den flachen, kaum wenige Zentimeter tiefen Stellen sind zahlreiche Tiere auch bei stärkster Sonneneinstrahlung zu finden. Es fällt auf, daß es sich in dieser Region hauptsächlich um Weibchen handelt, die in der Mehrzahl Wintereier tragen. In mehrmals wiederholten Fängen in Areal A und C wurde das für eine statistische Analyse notwendige Zahlenmaterial gewonnen. In Abb. 3 ist das Ergebnis des Gesamtfanges aus je 432 l pro Areal (27 Stichproben), in Abb. 4 sind die Ergebnisse der einzelnen Stichproben für beide Areale angegeben.

Aus der statistischen Analyse folgt:

1. Zwischen den Geschlechtern besteht ein gesicherter Unterschied. $P < 0{,}5\,\%$.
2. Zwischen den Arealen A und C besteht ein gesicherter Unterschied. $P < 0{,}1\,\%$.
3. Der Unterschied zwischen den Arealen A und C beruht auf einer gesicherten Wechselwirkung (Geschlecht $\times$ Areal). $P < 0{,}1\,\%$.

Tabelle 1. Horizontalverschiebung der Planktonverteilung durch Zunahme der älteren Entwicklungsstadien im Laufe des Mai bis Oktober

Art	Alters-stadien	Station	Tiefe/m	Zeit: Mai	Juli	Oktober
Acantho-diaptomus denticornis	Nauplien	A	0— 1			
		B	0— 1			
		C	0— 1			
			1—10			
	Adultes	A	0— 1			
		B	0— 1			
		C	0— 1			
			1—10			
Daphnia longispina	Juvenes	A	0— 1			
		B	0— 1			
		C	0— 1			
			1—10			
	Adultes	A	0— 1			
		B	0— 1			
		C	0— 1			
			1—10			

planktonfrei
zahlreich
Massenansammlungen

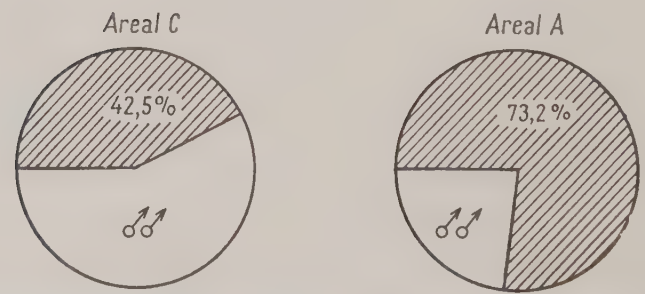


Abb. 3. Verhältnis der Männchen und Weibchen in Prozent, bezogen auf den Gesamtfang. Litoral: Areal A; Pelagial: Areal C.

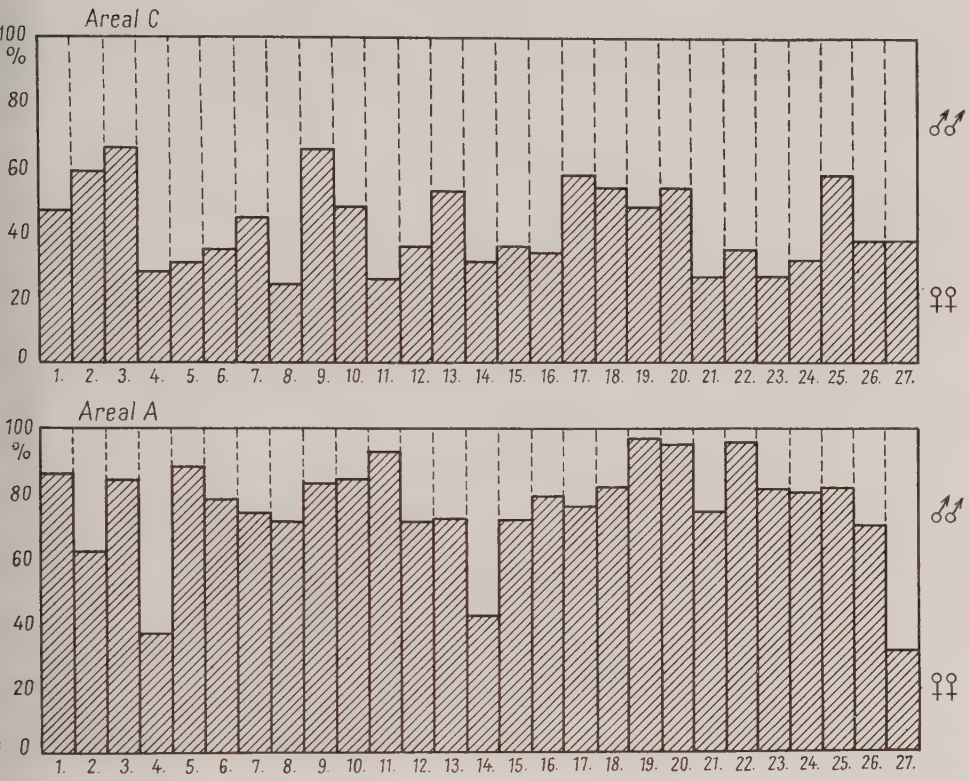


Abb. 4. Ergebnisse der 27 Stichproben aus den Arealen A und C. Der Anteil der Männchen und Weibchen von *Acanthodiaptomus denticornis* ist in Prozent des Gesamtfanges der einzelnen Stichprobe angegeben.

Tabelle 2. Schema der Varianzanalyse[1]) aus den 27 Stichprobenergebnissen pro Areal für das Litoral- und Pelagialareal A bzw. C

Ursache	QS	FG	*MQS*	*F*	*P* %
Zwischen den Geschlechtern	1 100 401	1	1 100 401	10,63	$< 0{,}5$
Zwischen den Arealen A und C	1 452 025	1	1 452 025	14,03	$< 0{,}1$
Geschlecht, Areal	3 301 489	1	3 301 489	31,89	$< 0{,}1$
Rest	10 766 696	104	103 526	—	
Total	16 620 611	107			

2. *Daphnia longispina*

Die nach der Eisschmelze in geringer Anzahl vorhandenen adulten Weibchen und Jugendstadien sind stets in tieferen Schichten anzutreffen. Auch im Juli sind die flacheren Uferpartien noch völlig frei von Daphnien. Im Oktober ist

[1]) Die Fangzahlen (y) aus den einzelnen Stichproben wurden logarithmisch transformiert ($x = 100 \log [y + 1]$).

Daphnia massenweise gerade auch in den flachen Uferregionen zu fangen. Die um diese Zeit auch noch zahlreich vorhandenen jüngeren Stadien werden fast ausschließlich in den tieferen Schichten des Pelagials angetroffen. Der bedeutende Unterschied zwischen Litoral und Pelagial geht vor allem aus der Größenverteilung von Längenmessungen an je 500 *Daphnia*-Weibchen aus Areal A und C hervor (Abb. 5).

Hierzu muß bemerkt werden, daß ein großer Teil der „kleinen Daphnien" ($> 1{,}0$ mm) im Brutraum bereits Embryonen trägt. Wie sich aus der Darstellung ergibt, ist der Anteil dieser kleinen Weibchen im Pelagial verhältnismäßig hoch, im Litoral jedoch klein. Das spricht dafür, daß die zu fordernde Umstimmung des Verhaltens nicht notwendigerweise mit dem Erreichen der Fortpflanzungsfähigkeit zusammenfällt, sondern erst in einer späteren Entwicklungsphase erfolgt. Diese Vermutung wird bestärkt durch die unmittelbare Beobachtung, daß es gerade die Ephippialweibchen sind, die fast ausschließlich im flacheren Uferbereich anzutreffen sind. (Ein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen in entsprechender Weise wie bei *Acanthodiaptomus* konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.)

Die Untersuchungen waren, wie bereits erwähnt, auf das westliche Hauptbecken beschränkt worden. Einige wenige Stichproben und unmittelbare Beobachtungen

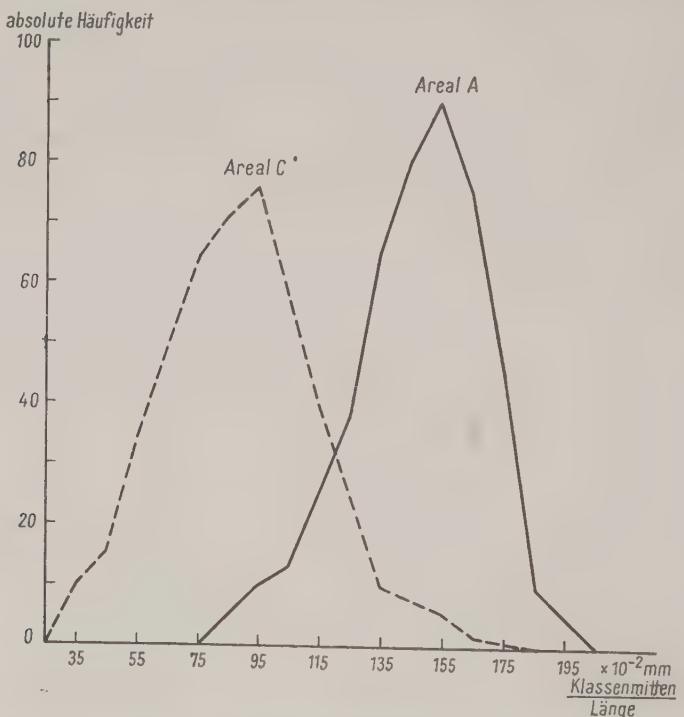


Abb. 5. Größenverteilung der Längenmessung an je 500 Weibchen aus Pelagial- und Litoralfängen.

Areal A: Arithm. Mittel 1,47 σ 0,16 — Areal C: Arithm. Mittel 0,89 σ 0,24

(Statistische Prüfung der Differenz zwischen den Mittelwerten: $\varkappa^2 = 14{,}0$; bei FG 1 : $P < 0{,}1\%$.)

gaben jedoch, daß das durch die Insel gebildete Ostufer in erheblich geringerem aße vom Plankton bevölkert wird, so daß sich die starke Ansammlung auf das 'est-, Nord- und Südufer beschränkt. Trotz der in den Herbstmonaten bei guter 'itterung vorherrschenden Ostwinde, durch welche eine Ansammlung des Plank- ns innerhalb gewisser Grenzen am Westufer denkbar wäre, wurde aus der unter- hiedlichen Verteilung der Altersstadien und der Geschlechter der Schluß ge- gen, daß vornehmlich biologische Faktoren für dieses Phänomen in Frage ommen. Welche Orientierungsmechanismen die Plankter in die Ufernähe führen, eibt offen. Eine Diskussion darüber ist verfrüht. Hier kam es nur darauf an, as Phänomen in seinen wesentlichen Zügen zu erfassen und zu beschreiben.

Literatur

ERZINS, B., 1958: Ein planktologisches Querprofil. Rept. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, **39**, 5—22.

LSTER, H.-J., 1958: Zum Problem der quantitativen Methoden in der Planktonforschung. Verh. internat. Ver. Limnol. **13**, 961—973.

ESSNER, F., 1953: Die Limnologie des Naturschutzgebietes Seeon. Arch. f. Hydrobiol. **47**, 553—624.

AGOTZKIE, R. A., and BRYSON, R. A., 1953: Correlation of currents with the distribution of adult Daphnia in Lake Mendota. J. Mar. Res. **12**, No. 2, 157—172.

UTTNER, F., 1929/30: Das Plankton des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit während der Jahre 1908—1913. Int. Rev. Hydrobiol. **23**, 1—138.

HRÖDER, R., 1959: Die Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons der Seen des südl. Schwarzwaldes. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. **25**, Falkau-Schriften 4, 1—43.

ONOLLI, V., 1949: Struttura spaziale del poplamento mesoplanctico. Eterogenità delle densità dei popolamenti orizontali e sua variazione in funzione della quota. Mem. Ist. It. Idrobiol. **5**, 189—208.

OTTO SIEBECK
München-13
Agnesstr. 57, III, S.b.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	133—153

Ramón Margalef

Instituto de Investigaciones Pesqueras, Barcelona

IDEAS FOR A SYNTHETIC APPROACH TO THE ECOLOGY OF RUNNING WATERS

Contents

1. Introduction 133
2. Structure and dynamics of lotic communities 134
2.1 Structure 134
2.1.1 Suspended organisms 134
2.1.2 Bottom communities 134
2.2 Dynamics 136
2.2.1 General statement of problems and potamoplankton 136
2.2.2 Potamobenthos and necton 138
2.3 Succession and maturity 140
2.3.1 The spatial manifestation of dynamics of river populations 140
2.3.2 Succession as a criterium for the ordination of communities 141
3. Outline of a system for lotic communities 143
3.1 Classification of communities 143
3.2 Extraregional communities 144
3.3 Regional communities 145
3.3.1 Series „Tribonemetalia" (T) 147
3.3.2 Series „Amphipleuretalia" (A) 148
3.3.3 Series „Cladophoretalia" (C) 149
3.4 Climactically distributed communities 150
References 150

1. INTRODUCTION

Running waters are a type of environment without analogue outside the continental waters. Differences between streams and lakes have been often discussed (Thienemann 1953), emphasizing the antithesis between the "microcosmic" character of a lake and the flow of a river, a spatial manifestation of a continuous state of change, whose different stages can be simultaneously appreciated along the stream or river. Schmitz (1955) offers a very interesting diagram summarizing the distribution and flow of production along a water course. Odum (1956) emphasizes the interest of the study of productivity. Odum & Hoskin (1957) discuss the experimental approach to the study of problems of river biology. Blum (1956a) has reviewed the literature on the ecology of river algae. But in

general, running waters have failed to attract sufficiently the interest of general ecologists and even in so an excellent treatment of "Limnology" as HUTCHINSON's (1957) no place is left for a proper consideration of springs, streams and rivers.

The present paper has the aim to contribute to the discussion of some problems of running water biology in a frame of general ecological principles, dealing with structure of ecosystems, succession and productivity. A tentative classification of water communities is added, representing an application of the general principles discussed to the situation meet in Northern Spain.

2. STRUCTURE AND DYNAMICS OF LOTIC COMMUNITIES

2.1 *Structure*

Two superposed systems are at once recognized in every watercourse. (1) free floating organisms suspended in the flowing water, (2) communities more stable and more firmly localized in the boundary between the water and the bed, and in the interstices of the substrate.

2.1.1 Suspended organisms

The potamoseston contains three kinds of elements: (1) drifting materials of extraneous origin, that may be important as a source of nutrients for the ecosystem of the river, (2) drifting materials washed away from bottom, (3) true potamoplankton, capable of maintaining itself through multiplication of the suspended organisms.

A true potamoplankton develops only in very long rivers; in most cases, at least in part, comes from dammed waters or from segments with reduced speed. *Stephanodiscus hantzschii*, *Thalassiosira fluviatilis* and *Cyclotella meneghiniana* are species common in the european potamoplankton. In Spanish rivers, following species have been identified as constituents of the potamoplankton: *Ankistrodesmus falcatus radiatus*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella compta*, *C. kuetzingiana*, *C. meneghiniana*, *Eudorina elegans*, *Thalassiosira fluviatilis* and rotatoria of the genera *Polyarthra* and *Synchaeta*.

Numbers of individuals of the different species in the potamoplankton seem to follow the general regularity that will be discussed later. As an exemple, consider the number of cells of different species in 0,1 ml of water of the river Main, in Germany (JUERGENSEN 1935): 500 (*Stephanodiscus hantzschii*), 90, 42, 22, 6, 6, 5, 5, 3, 3, 3, 1, 1, 1, 1, 1, 1 ($d = (S-1)/\log_e N = 2{,}59$, being S number of species and N number of individuals).

2.1.2 Bottom communities

The potamobenthic populations maintain a position fixed in space, being immersed in an environment subjected to a certain amount of fluctuation around average conditions characteristic of the considered section of the river.

Ecological gradients are established along the watercourse. Near the springs the water is impetuous and the contents in dissolved solids may be low. Minimum size of bottom materials is related to velocity of water: diameter in cm is about 0,0002 of the squared velocity in cm/sec. Differences in the population of stones of unequal size may develop through succession, since smaller stones are more frequently forcing the colonization to start anew. Size of colonies of *Rivularia*

keeps relation with size of supporting stones, in the same section of the bed. DOUGLAS (1958) states that populations of microphytes on stones are sharply reduced by floods, never attaining the degree of maturity of the populations over rocks, perturbed to a less extent, or of epiphytic populations, damaged only with very severe floodings.

The local composition of rocks and the nature of the soils is increasingly reflected in the chemical composition of the water, that becomes specially well balanced in the regions covered by a climactic vegetation over a mature soil, that acts as an efficient ion exchanger and regulator of the water composition. Along the river, transparency of water decreases and the exogenous material introduced changes quantitatively and qualitatively. The water becomes "aged", not only as the result of the reaction of organisms living in it, but also of the reaction of terrestrial neighboring communities, with the result that the characteristics of the river are closely related to the type of vegetation of the country it crosses.

Complexity of communities increases further with development of mosses, liverworts and flowering plants in the spring or river. ALLORGE (1925), GUINOCHET (1938) and others authors have discussed the convenience of studying separately the superior plant communities and the algal communities or to confound all together. RAABE (1951) describes diatom communities associated with *Anacharis anadensis*, *Potamogeton crispus* and *Glyceria aquatica*; or with sponges or on stones: no substantial differences are present in the distribution of diatoms of the "Cladophoretum fractae". *Cocconeis placentula* and other species are distributed indifferently over varied substrata. Notwithstanding, GEITLER (1948) identifies two races of last named species in the mountains of Steiermark: (1) sexual isogametic group *euglypta*) on *Cladophora* and liverworts, (2) parthenogenetic (group *klinoraphis*) and exclusive of liverworts. Without doubt, many other instances of ecological segregation in small scale should occur.

In general, the study of algal species makes always easy to recognize the physicochemical characteristics of an environment, but not forecast the species of phanerogams eventually associated with the studied sample of algae. Of course, successional relations are present, in the sense that communities growing on aquatic plants are less mature (the support being less durable) than communities on stones or rocks. Relations of the same sort have been observed clearly in stagnant waters (lake of Banyolas, NE Spain). Similar relations may be uncovered in relation with different parts of the same plant (GODWARD 1934): the young leaves of *Glyceria aquatica* support a less mature community, with *Gomphonema parvulum*, *Cocconeis placentula*, *Navicula rhynchocephala*, whilst leaves of the last year bear a more mature mixed population, with *Achnanthes lanceolata*, *Meridion circulare*, etc. (RAABE 1951).

Mosses and liverworts reduce turbulence and light and are indirectly an important source of heterogeneity. Between cushions are left small free areas, where an herpon can develop. Differences, then, may be considerable: in a river with the "Cladophoretum glomeratae", the cushions may be populated by the "Diploneietum fontinale" and, between them, the open places may exhibit the subassociation "sigmoideaetosum" of the last named community.

In springs, the succession proceeds rapidly and in a small area there may be a complex of communities equivalent in their heterogeneity to a system that in a river may need hundreds of kilometers to develop. Communities are often patterned mosaic-like, with peripheric communities of special nature (hygrometric or madicol). Rapid precipitation of calcium or iron, thermic gradients in

thermal springs, and reaction of animals extraneous to the ecosystem (animals coming for drinking) increase ecological heterogeneity, with the result of a complex pattern of microseries. It is understandable that CONRAD (1941) described 9 different associations in a surface of barely one square meter.

The methodological problem of the superposition of communities of algae and communities of superior plants is a problem of scale. It is necessary to coordinate structures with a different size of what can be called the "unit cell". Being so, the independent study of both constituents allows for a greater flexibility.

In a lesser scale, heterogeneity is often a consequence of the diversity of the first occupants, when time has not been sufficient for regularizing distribution. Then, patches of different species over a stone or over an experimental surface (i. e., a slide) may be related to randomness of dispersal and germination of diaspores. Heterogeneity in later stages results generally of adjustement to local ecological conditions. In a small scale can also be related to growth, as in the facetted surface (facets of 2—7 mm across) of the *Phormidium autumnale* beds in mountain streams, described by WEHRLE (1942) and related to size of eddies in the near boundary region.

Spatial differences in a small range are normally manifested more by dominance relations than by the quantitative composition of local samples. E. g., near the center of a river we may found *Lemanea*, green threadlike algae in the slower water of the shore, and *Melosira varians* on the stones and between flowering plants, but inventories of the composition of the different facies reveal almost the same species, more or less numerous. But certain forms of growth exclude themselves mutually, as the apposed layers of *Phormidium* or *Hydrocoleus* and the filamentous or epiphytic algae of less compact physiognomy.

New methods derived from information theory (MARGALEF 1957) may be used in the study of heterogeneity of populations in flowing waters. Even simplified methods based in the use of the most simple diversity index $[d = (S-1)/\log_e N]$ should be useful, since countings of organisms in experimental surfaces in flowing waters show a distribution of individuals in species consistent with the applicability of such index. As an example, consider the number of cells of different species counted over a square cm of earthenware exposed for a month at 0,5 m deepth in the river Main (JUERGENSEN 1935): 1735 (*Melosira varians*), 374 (*Gomphonema olivaceum*), 160 (*Navicula cryptocephala*), 142 (*Nitschia sigmoidea*), 19, 18, 14, 10, 9, 8, 5, 3, 2, 1, 1, 1, 1 ($d = 2{,}04$). Similar pattern of distribution of individuals in species has been observed by YOUNT (1956) in diatoms attached to slides and by ODUM & HOSKIN (1957) in their artificial stream. PATRICK & al. (1954) consider that distributions of diatoms collected on slides fit better the PRESTON lognormal distribution. Anyways, conventional diversity indices or more refined methods based on information theory offer a tool for the study of spatial structure.

2.2 *Dynamics*

2.2.1 General statement of problems and potamoplankton

The theoretical approach of the kinematics and dynamics of the populations of watercourses can profit from work already done in three separate fields: (1) the chemostat, (2) the study of estuaries, (3) the study of populations of passive plankters, where sinking is an important factor.

A necessary introduction to the study of ecosystems in running waters is the consideration of analogous artificial systems. In the chemostat (MONOD 1950, NOVICK & SZILARD 1950, NOVICK 1959) a bacterial suspension is maintained

ntinuously stirred in a vessel with fixed input of fresh culture medium and quivalent output of the homogeneized suspension; biomass and productivity f population adjust themselves to a steady state. Assuming a chemostat of ngth L and section S, flooded by a current of velocity v, the rate of loss of cells a population N is $dN/dt = N\,vS/LS$ and, in a steady state, the rate of increase r ould be equal to v/L, that is, to the inverse of the time taken in covering the ngth L. Other comparable devices are the stream microcosm apparatus of DUM & HOSKIN (1957) and the continuous culture apparatus for the study of uccession buildt by the writer (MARGALEF 1958b).

The last named devices introduce a container extended along an axis x, parallel the direction of flow, where a complete homogeneization is impossible to attain. the study of estuaries with strong mixing, a customary procedure is to divide ie river in a number of compartments, assuming a complete mixing in every ompartment prior to the transport of a fraction of its content to next com- artment, mixing with this and so on. The instantaneous rate of loss of indivi- uals, m, is $m = \log_e [(1-y)^c]$ where y is the fraction of water of a section that asses to the following section after complete mixing and c is the number of times is process is repeated in one unit of time.

Simple reasoning leads to the conclusion that in a watercourse with laminar ow no population could maintain itself. It is necessary to assume a certain mount of turbulent mixing. Organisms did not travel at the same velocity along ie axis of the river and some of them move actually back, against the general irrent, allowing the maintenance or the increase of a population in a certain gment of the channel. The turbulence may be represented by the distribution round a plane S' perpendicular to the axis x, of the particles that in a former oment were contained in a plane S, perpendicular also to x and placed upwater. he probability of maintenance of a population is related to the dispersion of rticles around S'.

We may consider the adoption of an expression well know to oceanographers VERDRUP & al. 1942, RILEY, STOMMEL & BUMPUS 1949)

$$dN/dt = rN - v\,dN/dx + A'\,d^2N/dx^2$$

here A' is roughly the turbulence (Austausch). In steady state we can equate to ro and look for solutions. RILEY & al. (1949) in a study on marine passive ankton arrive to the conclusion that a nonvanishing steady state plankton stribution, equivalent to the maintenance of a population in a river against e danger of being washed away, cannot exist if $v^2 > 4\,A'\,r$. The expression /4 A' is important, since it represents the "beneficial" effects of turbulence gainst the drift by the current. High speed with strong turbulence may offer tter conditions for conservation of a population than a lower transport velocity ith almost laminar flow. The problem is extremely complex, because the distribu- on of the values of velocity and turbulence is not uniform in a section of the ver, and there exists the possibility of the retention of a part of potamoplankton g., between rooted vegetation.

The production has to be enough for keeping a minimum biomass in the segment stream under consideration and furnish a fraction that drifts with the water lower sections of the channel. We can state as a general rule: the quotient oductivity/biomass in potamoplankton decreases steadily from springs to the a. The highest point where potamoplankton appears is related to flow and to nditions of production. In low water goes up and in the risings goes down.

Relation with temperature and turbidity is rather indirect, through velocity of flow. The realization of a minimum rate of increase requires a sufficient concentration of nutrients; a low nutrient contents in superior reaches delays the apparition of potamoplankton and every enrichement of the stream water can uplift the limit of the initial development of potamoplankton.

As the losses through diffusion and advection outside the local growth zone are reduced (SVERDRUP 1953) the possibility is given of a successive development of species of progressively lower rate of increase. In the successive segments of a river, appear and develop species with a slower multiplication and lower quotient productivity/biomass. Parallelism between succession in lake and river is shown by the exemple of the Nile (PROWSE & TALLING 1958): *Melosira granulata* of the potamoplankton of the upper zone is a winter species in lakes, present in waters of high turbulence, *Anabaena flos aquae* of the lower zone develops in summer in the stratified water of lakes.

The place of apparition of a certain type of potamoplankton has been related to the "age" of water. According to SHELFORD & EDDY (1929) potamoplankton develops in water about 20 days old, meaning the time elapsed since this water has left the scurce. To state the age is barely enough, since absolute values of velocity and turbulence are necessary to discuss the maintenance and dynamics of potamoplankton populations.

Tributaries can introduce imprevisible changes in the main river, so that transmission of phytoplanktonic communities does not adjust to a simple theoretic forecast (LEFÈVRE 1950), and it can be supposed that amongst the different elements introduced by the affluents a selection is made, being conserved in the potamoplankton of the main course the species capable of a sufficient rate of increase in the new conditions of nutrition and flow. A similar problem is presented by rivers crossing a lake; the fate of the drifted plankton is variable. RUTTNER (1956) observes the disparition of about the 90 % of the phytoplankton of lacustrine origin in barely 1 km, mostly by action of animals and by remaining entrangled in the vegetation.

2.2.2 Potamobenthos and nekton

The theoretical loss of individuals by drift (m) as related to water velocity and turbulence, has to be multiplied in every case by a certain probability p. $p = 1$ in passive floating organisms, but approaches zero for intestitial fauna and benthic sessile species and may attain very different values for potamonektic species endowed with the power of swimm against the current and for crawling animals. Then, dynamics, or, better said, kinematics, of the population of every species may be expressed by $N_t = N_0\, e^{(r-mp)t}$. The merit of this formulation lies in its aptitude to express that success in competition and survival, under similar conditions of drift (m), is dependent either from r or from p. When $p = 1$, r has to be high, selection is for prolificity, encounters between individuals are at random and there is no possibility of direct coaction through establishment of gradients in nutrients or in ectocrine substances. Populations should remain in a very primitive and unorganized state, favouring a special type of evolution.

A drop in the value of p (fixation or active movement against current) starts immediately a different type of evolution. The population can maintain the same biomass with a lower productivity and a lower energy dissipation, and the rate

f increase is, therefore, reduced. The aparition of a benthic population competing gainst the planktic one is a general fact observed in all experimental devices hemostats, stream microcosms and the like). In the chemostat, natural selection lvour sticky mutants that adhere to the wall (Graziosi 1959). Two supplementary dvantages of the adherence exist in the increased concentration of nutrients in ne neighborhood of solid surfaces and in the fact that in flowing water, inversely s it occurs in stagnant ones (Munk & Riley 1952), renewal of medium in contact ith organisms benefits more the fixed ones than the drifting ones. Such beautiful xample of selection and evolution turns to be a nuisance in the apparatus designed maintain a constant turbidity, that is, a constant biomass (turbidostat). For ertain purposes they have to be equiped with very effective stirrers and "windshield ipers". In flowing waters the competition between plankton and benthos is eneral, as it goes also in small volumes of stagnant water, and always to the enefit of the benthos. This fact may help explain the rapid decrease of the plankton arried by a river after crossing a lake, that has been attributed also to a sort f filter effect of the macrophytic vegetation (Chandler 1937, Ruttner 1956). s already said, the continuous renewal of medium favours benthic vegetation nd is the most important reason of the "eutrophic" condition of flowing water Geitler 1927, Ruttner 1952, Odum & Hoskin 1957).

The species that experience a heavier loss by being detached and carried off y the current (high p), have to compensate the losses through a higher rate of crease. This is reflected in the distribution of different biotypes along the bed a stream: sessile epibionts resist more to the mechanical stress — and need a ore intense reneval of the medium — than pedunculate epibionts, but pedunculate ies generally grow faster. Organisms living in the upper segments of the water- urse exert a direct or indirect (changing the properties of water) one way influence r one way coaction) upon organisms living in lower reaches. The reciprocal action is impossible. An important aspect of such relation is the transportation loosened organisms by the water flow. Every section of a watercourse is sub- cted to a continuous pressure of colonization originating from superior segments d a characteristic population can only develop and maintain if capable of ccess in competition with intruders, through a precise adaptation to local nditions. Fluctuation of the conditions of the environment decrease in importance wn water, where, in consequence, a higher degree in the segregation and adjust- ent of local communities can be reached.

Animals introduce supplementary complexities. Filter feeders (larvae of *Simu- m*, *Rheotanytarsus*, *Trichoptera*, etc.) need a minimum concentration of seston d their distribution is adjusted to it. The insects locate themselves in the places ere flow is strong and more constant or where the form of the section of the bed creases the concentration of suspended materials. Free from exaggeration ielsen 1950) it is obvious that mechanical properties of the body of animals rm and position) have a meaning as to the probability of survival of the species the different segments of stream, leading to a longitudinal segregation of different ecies (Verrier 1948, etc.). In many cases, speed of flow defines the upper limit life of many animals, probably of *Gammarus*. Organisms less prone to be drifted ay combine, obviously, a higher biomass with a lower productivity. As discussed viously in a general way, one can imagine that species living at a higher level endowed with a higher prolificity, for compensating the loss of individuals by ft. In Spanish creeks, *Bryocamptus pyrenaicus* and *B. zschokkei* living in moun- n situations, bear 16—28 eggs per bag, whilst haspacticoida living at lower

altitudes and lesser slopes (*Bryocamptus minutus*, *B. pygmaeus* and species of *Moraria*) produce, on the average, less offspring.

The maintenance of certain animals populations is dependent from a "colonization cycle" (MÜLLER 1954). The continuous drift of specimens is easy to detect when a net is placed across the section of a river. According to MÜLLER such drift may amount to 150000 individuals per square meter of cross section per day. In many insects, such losses are compensated by a migration of imagines in the opposite sense, that is, up the stream. So has been observed in ephemeroptera that, on the average, lay the eggs in a place at a higher level than the site where the adult emerges. *Hydracarina* and beetles are less represented in the drift than the larvae of diptera and the nayads of miscellaneous insects. Flying insects can close the colonization cycle and are apt to maintain themselves in rigorous conditions. It is easy to understand their selective advantage in the mountain streams.

Species of the potamonekton (fishes) are adjusted to swimm against the current and keep their position. Hydrodynamical characteristics of the body of the fishes is related to their segregation along the stream and river.

2.3 *Succession and maturity*

2.3.1 The spatial manifestation of dynamics of river populations

Between different communities developing in a watercourse the same kind of relations exists as between the successive stages of a succession. A similar spatial and synchronic manifestation of the different stages of a succession is offered by the concentric zones bordering a senescent lake, but in a river the whole pattern is more impressively dynamic.

Communities in the superior reaches react on an environment that will act over other communities in a lower place of the watercourse. The accumulation of biomass through excess of production does not happen in the same place of production, but downwater, and at the end of the system there is a surplus of production that flows to the sea. A colonization pressure is always present and directed downwater, meaning a strong competition against which the new communities have to settle. The equilibrium between biomass, production and transportation is different in the potamoplankton (more intense transport) and in the potamobenthos (easier accumulation of biomass). Not only relation between production and biomass drop downwater, but also there is an increasing accumulation of organic matter in the sediment. Means of defence against drifting and against predators increase in effectiveness and rate of multiplication drops.

The structure of the communities becomes more complex, and the development of the macrophytic vegetation plays an important part in the accretion of the number of niches. Diversity indices are useful in the study of the changes of complexity. A general fact ist that along succession, number of niches increases, but diversity within a niche drops. In physionogmically equivalent communities, diversity drops steadily down the river: in the "Cladophoretum glomeratae" is lower than in the "Melosiretum rivulare". Diversity indices have been suggested as a tool to measure simplification of communities produced by pollution (PATRICK & al. 1954). Changes in diversity can be followed also in local successions. The exemples offered by YOUNT (1956) are illustrative. In diatoms growing on slides, the diversity $d = (S-1)/\log_e N$ passes from around 4 to a little more than 1 in about 50 days in a station of high production and the same change needs about

200 days in another station of lower production. In their stream microcosm, Odum & Hoskin (1957) report a lower diversity in the "yellow zone" downstream than in the "blue-green zone" upstream.

This last remark introduces another manifestation of succession, in the composition of plant pigments. Some own unpublished data confirm a regularity in the change of pigments of benthic algae along the watercourses. Total concentration relative to dry weight drops and the quotient of absorbancies of the acetonic extracts D_{430}/D_{665} increases downwater. It is too soon for generalizing, but there is no need to wonder about this, since the same pattern is meet in phytoplankton successions.

It is general that initial stages in a succession can follow stronger enviromental fluctuations and that when an ecosystem is subjected to such fluctuations, their populations rejuvenate. Enviromental fluctuations in a watercourse decrease in importance towards the sea. Hygropetric communities being in general subjected to temporary dessication have to be considered as juvenile communities (Vaillant 1958).

I believe that variations in flow are more effective than thermic fluctuations. An increase in the speed means a more effective rejuvenation of the potamoplanktic communities than of the potamobenthic ones. In spring, under a stronger flow, benthic communities with *Meridion circulare*, *Achnanthes lanceolata* and *Diatoma hiemale* come to occupy zones populated in summer by the *Melosira varians* community. In summer the communities named in the first place can maintain themselves where flow is specially rapid (small waterfalls, etc.), irrespective of temperature.

Streams and rivers on limestones may have changing slopes (Neel 1951). In connection with such enviromental pattern, there is a kind of reduplication of succession segments: rapids produce in excess and are occupied by communities of a less mature type, while in the sluggish waters there is an accumulatition and destruction of organic matter presided by communities of a more mature type. In a not quite metaphorical way the rapids may be compared to the epilimnion and the back-waters to the hypolimnion of lakes. At low water, pools become almost stagnant. Their communities, then, reflect in high degree the nature of the substratum and are useful for placing the ecosystems of rivers in the frame of a regional limnology based on the study of stagnant waters.

2.3.2 Succession as a criterium for the ordination of communities

The "trophic system" has served for a long time as a basis of the regional limnology. A more logical statement of the whole subject leads to a dismissal of such system (Margalef 1958*a*). In the application of the "trophic system" to running waters, rather than real productivity, accumulation of biomass and dead organic matter was considered. Little help is derived from describing the natural accumulation of biomass in a river as the passage of an "oligotrophic" to a "eutrophic" stage, or in saying that in a system of changing slopes, rapids are more "oligotrophic" and back-waters more "eutrophic". Butcher (1949), more adequately, qualifies as oligotrophic rivers that develop from 1000 to 5000 cells per square millimeter on slides, and eutrophic those where densities up to 100000 cells are attained.

Polluted waters would be always "eutrophic" or even "saprotrophic". The trophic level represented by saprophytic organisms has an exceptional importance

in running waters because of: (1) the contribution of exogenous dead material, and (2) the drift of stream organisms is accompanied by a heavy mortality, chiefly in the moments of high water and in relation with the crushing action of bottom materials (NEEDHAM 1930). A small biomass of bacteria can achieve important effects in the demolition of organic matter. Since the rate of multiplication of bacteria is very high, they are able to maintain themselves where velocity of current is excessive for the maintenance of an autotrophic potamoplankton.

A general systematization of watercouses and their communities on the basis of the "saprobic system" should be severely criticized from scientific viewpoints, notwithstanding its usefulness for certain practical purposes. It is as if someone wanted to use the succession in a dunghill, with fungi and nitrophilous plants, as a basis for the systematization of the whole vegetation of the country. It is more safe to compare succession in a pollute river to the (micro)successions developing in corpses and dung, that are at first a source of heterogeneity, and later become integrated and assimilated in a larger ecosystem. Analogously, pollution of a river implies its connections to a broader ecosystem from where came the pollutants. The same can be said of other proposals of classification (e. g., pattern of oxygen distribution) that ultimately refer to the accumulation and destruction of organic matter (SCHMASSMANN 1955). ODUM (1956) separes two kinds of communities: autotrophic with quotient $\frac{\text{overall production}}{\text{respiration}} > 1$, and heterotrophic with $P/R > 1$. In both cases succession leads P/R closer to 1.

The interpretation of a watercourse as a spatial manifestation of a succession helps to armonize many data, even when different affluents come from regions with a diverse climate and chemical characteristics of water.

It is not new to accept that in different stages of a succession, competition may be on a different basis (BRAUN-BLANQUET 1951, p. 513) and DANSEREAU (1954, 1956) has discussed properly the subject. These ideas are useful in the study of watercourses and in the inserted table a comparison is drawn between the operation of relays in terrestrial and in lotic communities.

Degree of integration of communities depends from the stage of succession and from the controlling factor. Communities living in the mountain creeks, therefore, controlled by the violence of flow, are of extraregional distribution, as many other pioneer communities. No wonder that such communities have a very loose "social structure" and have been considered as simple aggregations based on a certain coincidence of ecological requirements of species (BOURRELLY & GAYRAL 1951, CÁMARA NIÑO 1951).

It has been discussed if communities it running water may attain anyway a state that could be called climax. Some authors (EDDY 1934, BUTCHER 1949, BLUM 1956b) give an affirmative answer. BLUM writes reasonably that in such type of communities a few months may be equivalent to many years of development in terrestrial vegetation. But the concept of climax cannot be based on the elapsed time and accumulated history, but rather in the stages that remain ahead and in the agent that regulate or control the phase of relative stability. Applying such a criterium no community of running water may be considered as climax, but as transitory or more or less permanent stages of seres that are naturally integrated in broader (terrestrial + aquatic) regional climaxes.

able 1. Controlling factors as relays (releasers) in terrestrial and river communities

(1) Stages	(2) Controlling factors in terrestrial vegetation	(3) Controlling factors in running waters	(4) Example of operation of controlling factors in flowing water	(5) Classification of communities based on (3.4)
oneer	Geological nature of substrate	Water flow and concentration of nutrients	Washing away part of populations	Extraregional (3.2)
nsoli- lation	Soil	Chemical composition of water	Elimination of *Cladophora* by Fe (cf. 3.3)	Regional limnology (3.3)
ibclimax	Structure of vegetation	Structure of vegetation	Dependence of epiphytes from support	
uasiclimax	Topographic and edaphic characteristics	Sedimentation and influence of the vegetation of banks	Accumulation of sediments	Permanent communities in large rivers (3.4)
		transition to terrestrial communities		
imax	Climate	Utilization of CO_2 from atmosphere and assimilation to the terrestrial communities		Climax

3. OUTLINE OF A SYSTEM FOR LOTIC COMMUNITIES

Classification of communities

Typification and classification of communities of running waters is a complex oblem. In lakes the concept of (insular) biocoenosis may be of help, not so in wing waters, where delimitation of closed complexes is made impossible by e functional linkage between successive segments of the stream or river, from urce to estuary, by the excess production that is lost to the sea and by the imate interaction with terrestrial communities. It may be convenient to study mmunities of minor order, often without independance of extraneous biotic tors, linked together in a pattern, some sections of which can repeat themselves different water courses. The only general and unifying characteristic is the spatial ttern assumed by the stages of succession.

Proposed classifications of lotic communities have been based on the operation single ecological factors or on simple physiognomic characters. Different sections ve been characterized by the absence or presence of macrophytes (Roll 1938), pe and species of fish (Huet 1949), temperature and/or thermic fluctuations UTTNER 1952, Schmitz 1955), degree of impurification by organic matter and itrophy", separing "catharobic" and "oligosaprobic" sections in a normal stream.

When we apply a successional criterium, the relay of important master factors ow to draw a line between: (1) communities with extraregional distribution, trolled by factors that act in a similar way in all geographic situations and

(2) communities of a regional type, conditioned by the nature of substratum and the kind of terrestrial climaxes. Springs did not differ basically from streams, but only in rivers the study may be completed with reference to potamoplanktic communities.

Following summary is based fundamentally on own inventories appeared in previously published papers and represents a further development of ideas exposed to the XIII International Congress of Limnology (MARGALEF 1958a). Essential features of communities are given here, but for detailed data the reader in refered to the original tables. The study is incomplete, being limited almost to extraregional communities and to a few types of regional ones to be meet in Spain. Most of the communities can be recognized also in miscellaneous data published by other authors elsewhere. Comparison of lists published by other authors with the own data is useful for the detection of probable omissions and divergences in taxonomic criteria. *Gomphonema angustatum* seems to be an element common in the communities "Diatometo-Meridionetum rivulare" and "Melosiretum rivulare" and probably is refered to by a number of data on unidentified *Gomphonema* in my lists. *Thorea ramossissima* is frequently reported from alkaline streams and has to be looked for in Spain, associated with *Audouinella*; it has recently reported from Portugal by PÓVOA DOS REIS (1958). A species of Oscillatoriaceae that grows in thick layers, with trichomes sometimes united in bundles, of variable diameter — varying with it the degree of thinning and of curvature of the apices — is generally reported in my lists as *Hydrocoleus homoeotrichus*, but could receive equally well, in certain samples, the names *Phormidium autumnale* and *Ph. uncinatum*.

3.2 *Extraregional communities*

The impetuousness of flow is a most important controlling factor, together with the division of substratum, represented by rock and stones of size commesurate with speed of current. Structurally three (stratal) minor communities can be recognized: (a) threadlike algae and microphytes forming a plocon, (b) pecton, encrusting or filmlike communities, and (c) mosses and flowering plants.

(a) The normal succession in mountain rivulets starts with the *Ceratoneis arcus* and *Hydrurus foetidus* community ("Ceratoneieto-Hydruretum rivulare") recognized not only in Spain, but in other countries of Europa (SYMOENS 1954, etc.) and North Africa (BOURRELLY & GAYRAL 1951).

Overlapping with the precedent community or more or less segregated and representing a next stage in succession, develops a widely distributed community with *Diatoma hiemale* (mostly var. *mesodon*), *Meridion circulare*, *Achnanthes lanceolata*, *Cymbella ventricosa*, *Gomphonema parvulum*, *Gomphonema angustatum*, *Cymbella sinuatum*, with more euryoic accompanying species as *Cocconeis placentula*, *Synedra ulna*, *Nitzschia linearis* and *Navicula cryptocephala*. This type of community is headed by the name "Diatometo-Meridionetum rivulare" in my tables and is the most typical community in mountain streamlets in Spain. With similar characteristics has been recognized in England (BUTCHER 1949), Belgium (SYMOENS 1954, 1957), Germany (BUDDE 1935; SCHEELE 1954, 1956; etc.), France (GUINOCHET 1938; MANGUIN 1938), Danemark, Czechoslowakia (PRAT), Japan (FUKUSHIMA 1955).

At an inferior level, foresaid community passes to the "Melosiretum rivulare", a community with *Melosira varians*, *Synedra ulna*, *Achnanthes lanceolata*, *Cocconeis placentula*, *Rhoicophenia curvata*, *Navicula gracilis*, *Diatoma vulgare*,

leridion circulare, *Staurastrum punctulatum*, *Cymbella ventricosa*, *Navicula crypto-phala*, *Fragilaria virescens*, *Gomphonema parvulum*, *Amphora ovalis*, *Audouinella*, c. The same community has been recognized widely, in Germany (Scheele 956, with *Navicula avenacea*; Raabe 1951), Austria (Mack 1953), France (Wurtz 945), Japan (Fukushima 1954), etc. The spatial limit between this community and ie precedent one is ordinarily subjected to an annual shift, going down in spring.

(b) Other communities form a lower stratum, over the rock and stones. Their udy may be done through experimental surfaces (slides, Butcher 1949), extrac-on by collodion films (Margalef 1949) or by other mechanic means (Douglas 958).

In the uppermost segments (Kann 1943) contain *Hydrococcus* (= *Oncobyrsa*) id *Chamaesiphon* (*Chamaesiphon* community of Fritsch 1929; "Pleurocapseto-hamaesiphonetum" Symoens 1957; "Hydrococcetum rivulare", Mar-alef), or the dominance belongs to *Hildenbrandia* (*Hildenbrandia-Lithoderma* ommunity of Fritsch; "Hildenbrandtio-Verrucarion" Symoens 1957; Reithrophylo-Hildenbrandietum", Luther 1954, with *Verrucaria rheitro-yla*, *V. aquatilis*, *Hildenbrandia rivularia*, *Cocconeis placentula* and diverse ecies of *Chamaesiphon*; "Hildenbrandietum rivulare" Margalef).

In an inferior level, as already hinted by Fritsch, the foresaid communities e remplaced around the upper limit of the "Melosiretum rivulare" by the Phormidietum membranaceum" (Fjerdingstad 1950; Douglas 1958; *hormidium* community, Fritsch 1929) with *Phormidium autumnale* and the rm that I have usually identified as *Hydrocoleus homoeotrichus*.

The "Hydrococcetum rivulare" of mountain rivulets in the Pyrenees and antabrian mountains is composed chiefly by *Hydrococcus rivularis*, *H. cesatii*, *hamaesiphon ferrugineus*, *Ch. curratus*, *Eunotia pectinalis minor*, *Cocceneis pla-ntula*, *Gomphonema olivaceum*, *Gomphonema* sp., *Cymbella sinuata*, etc. The versity index, $d = (S-1)/\log_e N$ is low, 0,45 to 1,7, as to be expected in a com-unity living in extreme conditions. The rocks with the surface porous through position of limestone, favour rather the etablishment of communities of green id red algae.

(c) With the exception of the uppermost reaches, communities of bryophyta *'ontinalis*, *Platyhynidium*, etc.) and even flowering plants (order "Montio-ardaminetalia") associate with the microphytes to form a complex community.

3 *Regional communities*

In a certain segment of the water courses, interregional differences become portant, being related basically to the geological nature of substrate. In certain rings, regional differences may be obvious from the start of succession.

Decisive is a complex of factors related to the concentrations of iron and calcium, which the influence of haloid salts is added. As suggested in other papers Margalef 1952) and in partial coincidence with Uspenski's ideas (Uspenski 927) the correlation between iron concentration and biotic composition of com-unities is conspicuous in aquatic environments, but may be overlooked in regional udies dealing with areas uniform for such factor. The presence of iron may be ther a mere indicator of a real operative factor or complex of factors; as is well nown, iron solubility depends of the interplay of a number of factors, between nich one can look for the really effectives. Nevertheless, in ecological surveys, on concentration seems to be significant enough.

USPENSKI separes a number of communities, in part developping in flowin water, according to the iron concentration of water, expressed as iron oxid The *Cladophora fracta*-typus, in water with 0,08–0,1 mg/l corresponds to m "Cladophoretum glomeratae" and also to other communities with *Clad phora*, *Rhizoclonium* and *Oedogonium capillare*. His *Microspora amoena*-type, wit 0,3—1,64 mg/l, encompasses, among other species, *Melosira varians*, *Diaton vulgare*, *Lyngbya aerugineo-coerulea*, *Closterium ehrenbergi*. Between 2 and 5 mg are placed the types *Surirella*, *Draparnaldia glomerata* and *Gallionella ferruginea* corresponding respectively to increasing iron concentrations; characteristi organisms are *Pinnularia viridis*, *Anthophysa*, *Euglena intermedia*, *Trachelomona Phacus*, *Tribonema bombycinum*, *Vaucheria uncinata*, *Stigeoclonium* sp., organism common in the communities comprised in my series "Tribonemetalia".

Data on iron content of water where the "Cladophoretum glomeratae grows are scarce; values fall between 0,05 and 0,5 mg/l (JUERGENSEN 193 USPENSKI 1927). In water with 2—4 mg Fe_2O_3/1 grows *Stigeoclonium* but no *Cladophora* (KURZ in JÜRGENSEN 1935; BUDDE 1935). Many papers evidence th relation between a high iron content in stagnant waters and the developme of communities with *Tribonema*, *Oedogonium*, *Microspora*, *Ophiocytium*, *Hapal siphon* and euglenophyta. In two groups of ponds studied by RAO (1953) the part cipation of euglenophyta was only the 1,7—12,1 % of the total vegetation those with 0,18 to 0,75 mg Fe/1, but attained 9,9—24,5 % in the ponds wi 2,7—3,2 mg Fe/l.

Chloride does not necessarily interfere with iron and waters with a relative high concentration of both lodge communities with several species of *Tribonem Microspora rufescens*; *Acanthocyclops bicuspidatus*, *Eucypris virens*, etc.

It can be tentatively stated that communities living in waters rich in iro specially on granitic areas or on red sandstone, may be notably diversified a have not *Cladophora* as a dominant. In alkaline waters flowing over limeston iron concentration is kept to a minimum level and *Cladophora* develops as a dor nant, in communities of low diversity, where many species (epiphyts) are su jected to conditions offered by the dominant species. If chloride content is i portant, dominance of *Cladophora* is more absolute. In watercourses of limesto massifs, without notable amounts of chloride, development of mosses, liverwo and accompanying communities of microphyta can overgrow *Cladophora*.

On the basis of precedent considerations it is possible to distinguish followi series or limnological regions, valable at least for the Northern half of Spa (MARGALEF 1958a).

(T) "Tribonemetalia". Defined by a notable concentration of iron in wat

(A) "Amphipleuretalia". Limestone mountains.

(C) "Cladophoretalia". Water rich in calcium and with notable amou of chloride.

(E) "Euastretalia". Very pure water in the high mountain, neighbor extraregional communities, and in hygropetric communities related to bog c plexes. Not dealt with in this paper.

(H) Brackish waters, very rare among flowing water and treated as an appen to (C).

Zoological data in my tables are generally very incomplete; many groups animals have been entirely overlooked and other not properly collected and nev sufficiently identified. I have studied recently (MARGALEF 1958c) the degree association between different species of crustacea; although data refer mos

to stagnant waters, confirm the soundness of the precedent differentiation in regions. Many data published on the fauna (Berg 1948, Illies 1952, Schmitz 1957) including longitudinal distribution of fishes in rivers (Huet 1949) could profitably be correlated with repartition of vegetation, if the pertinent data were present.

In the following conspectus, communities are discussed in three sections: (a) streams and rivers, (b) springs, and (c) sluggish rivers and pools in the bed.

3.3.1 Series „Tribonemetalia" (T)

(a) In streams running over paleozoic slates, granite and materials resulting from its decomposition, sandstones and other equivalent rocks, the influence of substrate is soon noticeable. At least in Spain, communities of this series are less different from the extraregional ones. Diversity is very high. If we want to use characteristic floristic quotients similar to the proposed by Thunmark (1945) and used by this author and Nygaard (1949), the most significant for this series is a high value of the quotient $\frac{\text{Heterokontae} + \text{Euglenophyta} + \text{Oedogoniales}}{\text{Diatoms} + \text{Chlorophyceae (except. oedogoniales)}}$.

As water "matures", the "Melosiretum rivulare" (3.2) is remplaced by the "Melosiretum fluviatile" (Margalef 1955, p. 84) a community not entirely characteristic of this series, since in some inventories *Cladophora glomerata* is present.

The typical communities of running waters in our limnological region are characterized by the development of *Eunotia pectinalis* (and var. *minor*; moreover many *Eunotia*, e. g., *E. lunaris*, are characteristic of the whole complex of "*Tribonemetalia*"), *Fragilaria virescens*, *F. capucina*, several species of *Tribonema*, some *Vaucheria*, conserving *Melosira varians*, *Meridion circulare* and *Nitzschia acicularis* from the preceding communities. *Staurastrum punctulatum*, *Cosmarium vexatum* and *Ankistrodesmus falcatus* are generally present and in summer the development of *Oedogonium* and *Draparnaldia*, sometimes also *Stigeoclonium*, is common. To this group belong the community with *Tribonema* and *Vaucheria* studied by Stave (1953) in the Fulda, some lists of Gómez Argüello (1943) from the neighborhood of León, with *Melosira varians*, *Tribonema*, *Meridion* and *Fragilaria virescens*, communities with *Vaucheria* and *Meridion circulare* of Symoens (1954), certain references of Uspenski (1927) and many other more or less complete inventories presented in diverse papers (Symoens 1957, p. 266, 1—4).

Two communities have been described with the precedent common characteristics, under the names "Eunotieto-Fragilarietum rivulare" and "Eunotieto-Fragilarietum fluviatile". The second represents a posterior and more mature stage of the succession, with a richer flora.

Thick layers of the "Phormidietum membranaceum" are not very common, but liverworts and some mosses (*Fontinalis*) are frequent. In slow waters, *Callitriche*, *Ranunculus*, *Potamogeton* are associated.

(b) The first communities developing in springs, with regional character, belong to the "Meridionetum fontinale" a community vicarious of the "Diploneietum fontinale" of calcareous countries and, like this, associated to communities of liverworts and mosses. Both communities of microphytes have some species in common, as *Nitzschia linearis*, *Gomphonema intricatum*, *Vaucheria* sp., *Cymbella ventricosa*, *Achnanthes lanceolata*, even *Diploneis elliptica*, but the massive development of *Meridion* is typical of the firstly named. The var. *constrictum* of *Meridion circulare* is ecologically different, and more common in the "Diatometo-Meridionetum rivulare" of the mountains of Spain.

In pools in springs and in the herpon of sluggish waters, facies of the "Pinnularietum" (MARGALEF 1958d, table 9, inventories 1—7) are found.

(c) In bed river pools, at low water, the "Eunotieto-Fragilarieta" are substituted by communities with *Tribonema*, *Oedogonium* and zygnemales as dominants. This new segment of the succession starts with the "Tribonemeto-Ulothricetum ephemerum", continues with the "Tribonemetum siderophilum", but rarely attains the stage of the "Oedogonieto-Heterocontetum", the most mature community in this series, with many species of *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Ophiocytium*, *Gloeocystis*, *Botryococcus*, *Hyalotheca*, *Eunotia*, etc. The plankton contains many euglenophyta (*Trachelomonas*, *Phacus*), *Dinobryon* and volvocales, including *Volvox*. In Spain, *Asterionella formosa* is regionally restricted to the potamoplankton of this series. As it seems there is a very productive nannoplankton and organis matter is not so rapidly destroyed as in more alkaline waters. pH of the pools is ordinarily between 7 and 7,5.

This kind of pools sustain a notable density of animal life, a common character to all waters of this limnological region. Most of biotopes called by the authors "Dorfteiche", "Waldtümpel", "mares à Volvocales et Eugléniens" belong to the same series.

3.3.2 Series „Amphipleuretalia" (A)

(a) In water poor in chlorides, running over limestones, the mosses (*Platyhypnidium*, *Fissidens*, *Fontinalis*, etc.) become soon the controlling organisms in the communities. Notwithstanding *Melosira arenaria* is considered as a species inhabiting springs rich in calcium, I have not been able to find in the literature lists similar to my "Melosiretum arenariae", with *Naricula gracilis*, *Rhoicosphenia curvata*, *Diploneis elliptica*, *Cymbella aspera*, etc., including local facies where *Batrachospermum* or *Audouinella* are dominants. In the mountains, up to 1600 m above sea level, the same community contains also *Diatoma hiemale* and has been considered as a particular subassociation ("Melosiretum arenariae subas. odontidietosum"). Communities with *Batrachospermum* (*Chamaesiphon* + *Batrachospermum*, STAVE 1953) recognized by other authors may be close to my "Melosiretum arenariae", where also *Chamaesiphon* is found.

On stones, microscopic red and green algae are common, also the sheets of *Hydrocoleus homoeotrichus*, sometimes associated with *Scytonema myochrous*. More typical of this series are encrusting communities, as the *Phormidium incrustans*-community (FRITSCH 1929, 1950) or the community described by SYMOENS (1949) with *Lyngbya calcarea*, *Phormidium foveolarum* and *Gongrosira* ("Chantransieto-Phormidietum incrustans SYMOENS 1957), more or less similar to my "Phormidietum cebennense" found together with the "Melosiretum arenariae" in Spanish streams.

(b) Between mosses in springs, as in some places in the rivers, the "Diploneietum fontinale" is typical, with *Diploneis elliptica*, *D. ovalis*, many *Vaucheria* and small *Naricula* (*N. pelliculosa*, etc.), *Cymbella*, etc. The same community is encountered in next series, being resistent to moderate chloride concentration. On hygropetric surfaces particular facies of the same community develop, characterized by the presence of *Scytonema myochrous*, *Frustulia vulgaris* and some widespread aerophilic diatoms as *Naricula mutica*, *Hantzschia amphioxys*, *Melosira roeseana*, *Pinnularia borealis*, etc.

Many communities, not very well defined, may be recognized in the herpon. One is a simple facies of the "Diploneietum fontinale" (subas. sigmoideae-

tosum), characterized by a higher proportion of *Gyrosigma*, *Nitzschia* (*sigmoidea* and *gracilis*) and *Oscillatoria limosa*. Others are the "Gyrosigmetum fluviatile" and facies of the "Pinnularietum" (Margalef 1958d, table 9, numbers 8—13). Comparable is the "Limoseto-Diatometum" of Fetzmann (1956) that its author consider has rather the category of an alliance, with *Oscillatoria limosa*, *Cymatopleura solea*, *Nitzschia sigmoidea*, *Caloneis amphisbaena*, *Gyrosigma acuminatum*, *Amphora ovalis*, *Nitzschia acicularis*, *Nitzschia palea*, *Fragilaria*, etc. In general, it can be said that there is a complex of herpon communities, extending far away down in the rivers, in need of intensive study and characterized by species of *Oscillatoria*, *Nitzschia*, *Gyrosigma* and *Cymatopleura*.

(c) River beds on limestone develop plenty of erosion pools, almost stagnant at low water. Typically the "Chaetophoretum amphipleuretosum" develops, with several species of *Chaetophora*, *Chara* and massive development of zygnemales. Other characteristics include: *Amphipleura pellucida*, *Achnanthes flexella*, *Denticula tenuis*, *Eunotia arcus*, *Scytonema*, etc. If stagnation lasts sufficient time, the "Zygnemetum mixtum" ("Charetum vulgaris") follows, with development of a special plankton and increase of the complexity of the "biocoenosis".

3.3.3 Series „Cladophoretalia" (C)

(a) *Cladophora glomerata* may be found in the "Melosiretum rivulare" and, sometimes, in the "Melosiretum fluviatile", and *Cladophora fracta* is not lacking either in the "Melosiretum arenariae" nor in the "Diploneietum fontinale", but massive development of *Cladophora* is the best characteristic of this series. Sauer (1937) under the name "Cladophoretum glomeratae" described a community of the shores of lakes in Holstein, with *Cladophora glomerata*, *Epithemia sorex*, *E. turgida*, *Cocceneis pediculus*, *Rhoicosphenia curvata*, *Diatoma vulgare*, *Synedra acus*, *S. ulna*, *Nitzschia gracilis*, *N. sigmoidea*, etc. Similar communities have been recognized in stream and rivers over many regions of Europe: also in Holstein by Raabe (1951), in the segment that follows the "Diatometo-Meridionetum", in water with 13—62 mg chloride/liter and pH 7—8; in Austria (Mack 1953); in NW Spain (Gómez Argüello 1943), etc. (Budde 1935, Symoens 1957, Stave 1953). Normal composition in Spain includes: *Cladophora glomerata*, *Cocconeis pediculus*, *Naricula gracilis*, *Synedra ulna*, *Cymbella ventricosa*, *Diatoma vulgare*, *Cocconeis placentula*, *Rhoicosphenia curvata*, *Gomphonema parvulum*, *Melosira varians*, *Amphora ovalis*, *Nitzschia palea*, *Naricula cryptocephala*, *Naricula radiosa*, *Surinella orata*, etc., and, sometimes *Ulothrix zonata*, *Audouinella*, *Closterium ehrenbergi*, *Chamaesiphon*, *Lemanea*. Diversity index is usually low; the bulk of the community is formed by the dominant alga and a reduced number of very characteristic epiphytes (*Cocconeis pediculus*, *Diatoma vulgare*). Mosses does not attain usually strong development (*Fontinalis*, *Platyhypnidium*).

When chloride content of water is higher (270—700 mg Cl/l) the halophilic elements (*Synedra tabulata*, *Bacillaria paradoxa*, *Amphiprora paludosa*, *Achnanthes brevipes intermedia*) characterize a special subassociation ("achnanthidietosum"). Some points of contact with this has the "Enteromorpheto-Synedretum tabulatae" characteristic of circulating brackisch waters (0,3 to over 10 g Cl/l), and similar to the *Cladophora-Cocconeis-Enteromorpha* community described by Withford (1956) from oligohaline waters of Florida.

On miscellaneous substrate, the "Phormidietum membranaceum" is generally present as pecton. The herpon is represented by communities with

Gyrosigma, *Diatoma vulgare*, *Oscillatoria limosa*, *Stigeocloninm* etc. (REINHARD 1931, MACK 1953) that can be grouped together under the heading of the "Gyrosigmetum fluviatile".

Thalassiosira fluviatilis is a species typical of the potamoplankton of slightly saline waters, that has also been found in Spain.

(b) The "Diploneietum fontinale" is common in springs.

(c) When intensity od flow decreases, *Cladophora glomerata* is substituted by *C. fracta*. Accordingly, in the literature there are reports of the presence of *Cladophora glomerata* in the higher reaches of rivers, and of *C. fracta* in the lower segments (ANDERSON & LUNDH 1948) and of the substitution of the first named by the second in autumn, at low water. Water in stagnant pools can attain and exceed a pH of 8,5. Natural succession proceeds through the "Cladophoratum fractae" and the "Cladophoretum crispatae", with parallel development of planktonic and encrusting communities. A special subassociation of the "Cladophoretum fractae" ("rhizoclonietosum"), with *Rhizoclonium heroglyphicum*, *Synedra acus radians*, *Lyngbya kuetzingii*, etc. is indicator of a notable chloride content. Biomass of animals in all these communities is lower than in communities of the series "Tribonemetalia".

3.4 Climactically distributed communities

Communities of the inferior zones of important rivers have not been sufficiently studied in Spain. Heavy human influence leads to a uniformization of different rivers, sedimentation has also uniformizing action. Moreover, at this stage, terrestrial vegetation is less dependent from soil than from climate, so that regional (limnological) differentiation based on the nature of substratum disappears gradually. But the eventual extraregional character of terminal communities in the lowest reaches of rivers has a different origin than extraregionality of uppermost segments of streams.

Study of the fauna and of the superior flora introduces the viewpoint of historical biogeography in the regional study of communities, specially notorious in the terminal ones. This viewpoint could generally be dismissed when studying the algae of the extraregional communities of the firsts stages of succession.

References

(including some papers * not concretely cited in text)

*ALLEN, W. E., 1920: A quantitative and statistical study of the plankton of the San Joaquin River and its tributaries in and near Stockton, California, in 1913. Univ. Calif.Publ. Zool. **22**, 1—292.

ALLORGE, P., 1925: Sur quelques groupements aquatiques et hygrophiles des Alpes du Briançonnais. Veröff. geobot. Inst. Rübel, Festschrift C. Schröter, 108.

ANDERSON, A., & LUNDH, A., 1948: Algstudier i Vegean. Botaniska Notiser (1948) 285—304.

BERG, K., 1948: Biological studies on the river Susaa. Folia Limnol. Scandinavica **4**, 1—319.

*BLUM, J. L., 1954: Two winter diatom communities of Michigan streams. Pap. Michig. Acad. Sc. Arts & Lett. **39**, 3—7.

— 1956a: The ecology of river algae. Bot. Rev. **22**, 291—341.

— 1956b: The application of the climax concept to algal communities of streams. Ecology **37**, 603—604.

BOURRELLY, P., & GAYRAL, P., 1951: Un groupement d'algues rhéophiles dans un oued du Grand Atlas. 70ème. Congrès de l'Ass. Fr. Adv. Sc. **4**, 3pp.

BRAUN-BLANQUET, J., 1951: Pflanzensoziologie. Springer Verlag, Wien, 631pp.

BUDDE, H., 1935: Die Algenflora der Eder. Arch. f. Hydrobiol. **28**, 240—253.

*Butcher, R. W., 1946: Studies in the ecology of rivers, VI. J. Ecol. **33**, 268—283.
— 1949: Problems of distribution of sessile algae in running water. Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol. **10**, 98—103.
Cámara Niño, F., 1951: Diatomeas de las aguas minerales de Aragón. Rev. Acad. C. Ex., Fis., Quím. y Nat. Zaragoza, s. 2, **6**, 103—116.
Chandler, D. C., 1937: Fate of typical lake plankton in streams. Ecol. Monogr. **7**, 445—479.
Conrad, W., 1941: Sur les associations d'une source à Anderghem. Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belgique **17** (64), 1—14.
Dansereau, P., 1954: Climax vegetation and the regional shift of controls. Ecology **35**, 575—579.
— 1956: Le régime climatique régional de la végetation et les contrôles édaphiques. R. Canad. Biol. **15**, 1—71.
Douglas, B., 1958: The ecology of the attached diatoms and other algae in a small stony stream. J. Ecol. **46**, 295—322.
Eddy, S., 1934: A study of freshwater plankton communities. Illinois Biol. Monogr. **12**, 1—93.
Fetzmann, E. L., 1956: Beiträge zur Algensoziologie. Sitzb. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., I, **165**, 709—783.
Fjerdingstad, E., 1950: The microflora of the river Molleaa with special reference to the relation of the benthal algae to the pollution. Fol. Limnol. Scandin. **5**, 1—23.
*Foged, N., 1947—48: Diatoms in water courses in Funen. Dansk Bot. Arkiv **12**, 6 parts.
Fritsch, F. E., 1929: The encrusting algal communities of certain fast flowing streams. New Phytol. **28**, 165—196.
— 1950: *Phormidium incrustatum* (Naeg.) Gom., an important member of the lime encrusted communities of flowing waters. Biol. Jaarboek **17**, 27—39.
Fukushima, H., 1954: Diatoms flora of Oze. Sc. Res. Ozegahara Moor, 602—621.
— 1955: Les vegetations algologiques de source minérale de Yashio et des torrents de ses environs de la préfecture de Gumma (Name or periodical in japanese) **17**, 12—17.
Geitler, L., 1927: Über Vegetationsfärbungen in Bächen. Biol. gen. **3**, 791—814.
— 1948: Zur Kenntnis der Rassenbildung und des Kopulationsverhaltens der Diatomee Cocconeis placentula und ihres Epiphytismus. Bot. Notiser (1948), 84—92.
*Gersbacher, W. M., 1937: Development of stream bottom communities in Illinois. Ecology **18**, 359—390.
Gessner, F., 1955: Hydrobotanik, I. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 517pp.
Godward, M. B., 1934: An investigation of the causal distribution of algal epiphytes. Beih. Bot. Centralblatt **52**, A, 506—539.
Gómez de Argüello, I., 1943: Algunos datos sobre algas de los alrededores de León. An. J. Bot. Madrid **3**, 285—298.
Graziosi, F., 1959: Continuous culture methods and their application (Discussion). Recent Progress in Microbiology, Almqvist & Wiksell, Stockholm, pp. 418—420.
Guinochet, M., 1938: Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes Maritimes). Stat. Int. Géob. Méd. Alpine **59**.
Huet, M., 1949: Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. Schw. Z. Hydrol. **11**, 332—251.
Hutchinson, G. E., 1957: A treatise on Limnology, I. John Wiley & Sons, New York, 1015pp.
Illies, J., 1952: Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. Arch. f. Hydrobiol. **46**, 424—612.
Jürgensen, Ch., 1935: Die Mainalgen bei Würzburg. Arch. f. Hydrobiol. **28**, 361—414.
Kann, E., 1943: Krustenalgen in Alpenbächen. Arch. f. Hydrobiol. **40**, 459—473.
Lackey, J. B., 1942: The plankton algae and protozoa of two Tennesee Rivers. Amer. Midl. Nat. **27**, 191—202.
Lefèvre, M., 1950: Influence des déversements d'eaux usées de la région parisienne sur le plancton de la Seine. Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. Appl. **3**, 153—171.
Luther, H., 1954: Über Krustenbewuchs an Steinen fließender Gewässer, speziell in Südfinnland. Acta Bot. Fennica **55**, 1—61.
Mack, B., 1953: Zur Algen- und Pilzflora des Liesingsbaches. Wetter und Leben, Sonderheft **2**, 136—149.

MANGUIN, E., 1938: Les algues des rochers suintants de Saint-Léonard-du-Bois. Bull. Soc. Sc. Arts Sarthe **61**, 17—29.

MARGALEF, R., 1949: A new limnological method for the investigation of thin layered epilithic communities. Hydrobiologia **1**, 215—216.

— 1952: Materiales para la hidrobiología de la isla de Menorca. P. Inst. Biol. Apl., Barcelona **11**, 5—112.

— 1955: Los organismos indicadores en la Limnología. Inst. Forestal de Inv. y Exper., Biol. aguas contin., Madrid, 300pp.

— 1957: La teoría de la información en Ecología. Mem. Real Acad. C. Art. Barcelona, 3ª ep., **32**, 373—449. (An English version has been published by the Society for General Systems Theory, Ann Arbor, 1959.)

— 1958a: „Trophic" typology versus biotic typology, as exemplified in the regional limnology of Northern Spain. Verh. intern. Ver. Limnol. **13**, 339—349.

— 1958b: Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. Perspectives in Marine Biology, Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles, pp. 323—349.

— 1958c: Distribución de los crustáceos en las aguas continentales españolas. Grado de asociación entre las especies en relación con factores ecológicos e históricos. P. Inst. Biol. Apl., Barcelona, **27**, 17—31.

— 1958d: Materiales para el estudio de las comunidades bióticas de las aguas dulces y salobres, principalmente del NE de España. P. Inst. Biol. Apl., Barcelona, **28**, 5—47.

MONOD, J., 1950: La technique de culture continue. Thérie et applications. Ann. Inst. Pasteur **79**, 390.

MÜLLER, K., 1954: Investigations on the organic drift in North Swedish streams. Inst. Freshw. Res., Drotningholm, **35**, 133—148.

MUNK, W. H., & RILEY, G., 1952: Absorption of nutrients by aquatic plants. J. Mar. Res. **11**, 215—240.

NEEDHAM, P. R., 1930: Ecology of streams. Biol. Labor., L. I. Biol. Assoc. **2**, 1—6 (not seen).

NEEL, J. K., 1951: Interrelations of certain physical and chemical features in a headwater limestone stream. Ecology **32**, 368—391.

NIELSEN, A., 1950: The torrential invertebrate fauna. Oikos **2**, 176—196.

NOVICK, A., 1959: Experimentation with the chemostat. Recent Progress in Microbiology, Almqvist & Wiksell, Stockholm, pp. 402—415.

— & SZILARD, L., 1950: Description of the chemostat. Science **112**, 715.

NYGAARD, G., 1949: Hydrobiological studies on some Danish ponds and Lakes, II Kongl. Danske Videns. Sels., Biol. Skr. **7** (1), 1—293.

ODUM, H. T., 1956: Primary production in flowing waters. Limnol. & Ocean. **1**, 102—117.

— & HOSKIN, C. M., 1957: Metabolism of a laboratory stream microcosm. Inst. Mar. Science **4**, 115—133.

PATRICK, R., HOHN, M. H., & WALLACE, J. H., 1954: A new method for determining the pattern of the diatom flora. Notulae Naturae, 259.

PÓVOA DOS REIS, P. M., 1958: Contribuiçao para o conhecimento de *Thorea ramosissma*. XXIV Congreso Luso-español Progr. Ciencias, Madrid (in press).

PROWSE, G. A., & TALLING, J. F., 1958: The seasonal growth and succession of plankton algae in the White Nile. Limnol. & Oceanogr. **3**, 222—239.

RAABE, H., 1951, Die Diatomeenflora der ostholsteinischen Fließgewässer. Arch. f. Hydrobiol. **44**. 521—638.

RAO, C. B., 1953: On the distribution of algae in a group of six small ponds. J. Ecol. **41**, 62—71.

REINHARD, E. G., 1931: The plankton ecology of the upper Mississippi, Minneapolis to Winona. Ecol. Monogr. **1**, 395—464.

RILEY, G., STOMMEL, H., & BUMPUS, D. F., 1949: Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic. Bull. Bingham Ocean. Coll. **12** (3), 1—169.

ROLL, H., 1938: Die Pflanzengesellschaften ostholsteinischer Fließgewässer. Arch. f. Hydrobiol. **34**, 159—305.

RUTTNER, F., 1952: Grundriß der Limnologie. Walter de Gruyter & Co., Berlin, 232pp.

Ruttner, F., 1956: Einige Beobachtungen über das Verhalten des Planktons in Seeabflüssen. Österr. Bot. Zschr. **103**, 98—109.
Sauer, F., 1937: Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. **6**, 431—592.
Scheele, M., 1954: Kurzer Beitrag zur Diatomeenflora der Quellen und Oberläufe. Ber. Limn. Flußstation Freudenthal **6**, 65—67.
— 1956: Verbreitung und Oekologie der Kieselalgen der Werra mit besonderer Berücksichtigung der Halophyten. Arch. f. Hydrobiol. **51**, 425—456.
Schmassmann, H., 1955: Die Stoffhaushalt-Typen der Fließgewässer. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. **22**, 504—509.
Schmitz, W., 1955: Physiographische Aspekte der limnologischen Fließgewässertypen. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. **22**, 510—523.
— 1957: Die Bergbach-Biozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. Arch. f. Hydrobiol. **53**, 465—498.
Shelford, V. E., & Eddy, S., 1929: Methods for the study of stream communities. Ecology **10**, 382—391.
Stave, U., 1953: Botanischer Beitrag zur limnologischen Gliederung der oderen Fulda. Ber. Limnol. Flußstat. Freudenthal, **5**, 37—42.
Sverdrup, H. U., 1953: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Conseil Int. Expl. Mer. **18**, 287—295.
Johnson, M. W., & Fleming, R. H., 1942: The Oceans: Their physics, chemistry and general biology. Prentice Hall, New York, 1087 pp.
Symoens, J.-J., 1949: Note sur des formations de tuf calcaire observées dans le bois d'Hautmont (Wauthier-Braine). Bull. Soc. R. Bot. Belg. **82**, 81—95.
— 1951: Equisse d'un système des associations algales d'eau douce. Verh. int. Ver. Limnol. **11**, 395—408.
— 1954: Les principales associations algales des eaux courantes de l'Ardenne et des régions voisines. VIII Congrès Int. Botan., sect. **17**, 166—167.
— 1957: Les eaux douces des Ardennes et des regions voisines. Bull. Soc. Royale Bot. Belg. **89**, 111—134.
Thienemann, A., 1953: Fluß und See, ein limnologischer Vergleich. Gewässer und Abwässer **1**, 13—30.
Thunmark, S., 1945. Zur Soziologie des Süßwasserplanktons. Eine methodologisch-ökologische Studie. Folia Limnol. Scandinav. **3**, 1—66.
*Tsuda, M., & Watanabe, T., 1958: Ecological study of the algae and the aquatic insects of Satsuk-gawa, Tsukigasemura, Nara Prefecture. Japan. J. Ecol. **8**, 43—49.
*Tutin, T., 1941: The hydrosere and current concepts of the climax. J. Ecol. **29**, 268—279.
Uspenski, E. E., 1927: Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Pflanzenforschung **9**, 1—104.
Vaillant, F., 1958: L'occupation des „places vides" de l'habitat madicole. Stat. Aquicult. Pêche Castiglione, N. S. **9**, 225—260.
Verrier, M.-L., 1948: La vitesse du courant et la répartition des larves d'Ephemères. C. R. Acad. Sc. Paris, **227**, 1056—1057.
Wehrle, E., 1942: Algen in Gebirgsbächen am Südostrande des Schwarzwaldes. Beitr. z. naturk. Forsch. in Oberrheingeb. **7**, 128—286.
Whitford, L. A., 1956: The communities of algae in the springs and spring streams of Florida. Ecology **37**, 433—442.
Wurtz, A., 1945: Recherches écologiques sur les lacs, tourbières et étangs d'Auvergne. Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. Appl. **1**, 89—166.
Yount, J. L., 1956: Factors that control species numbers in Silver springs, Florida. Limnol. & Oceanogr. **1**, 286—295.

Dr. R. Margalef
Instituto de Investigaciones Pesqueras
Barcelona, Spain

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	155—167

Rupert Riedl

Aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Wien

EIN KINEMETER ZUR BEOBACHTUNG VON DREDGEN IN BELIEBIGEN TIEFEN

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 155
Aufgabe des Gerätes 156
Prinzip des Verfahrens 157
Lage der Dredge und Bodenkonsistenz 158
Lage der Dredge und Geschwindigkeit 161
Bodenprofil und Sammelfehler 163
Die Größe der Sammelfehler 164
Zusammenfassung 167
Literatur 167

EINLEITUNG

Die oft entmutigenden Ergebnisse, welche die herkömmlichen Bodengreifer oder Dredgen bei ihrer Anwendung auf tieferen Meeresböden bringen, geben Anlaß, sich systematisch mit dem Problem des Aufsammelns zu befassen. Ganz besonders wichtig wird die Frage, wie sich unsere Sammelgeräte weit unter dem Kiel des Schiffes verhalten, wenn man ihnen quantitativ beurteilbare Ergebnisse abverlangt.

Dem Bodengreifer hat Ekman (1933) eine sorgfältige Kritik geliefert. Später hatte ich selbst Gelegenheit, Sammelgeräte mit Hilfe des Tauchgerätes in ihrem Verhalten zu studieren, und ich mußte mich Ekmans Kritik nicht nur anschließen, sondern diese auch noch um einige Punkte erweitern (Riedl 1955 und 1958).

Kontrollierbarer als die Bodengreifer erwiesen sich bei dieser Untersuchung die Schlittendredgen, die in den letzten 40 Jahren schrittweise entwickelt wurden (vgl. Saint-Hillaire 1909, Ekman 1911, Mortensen 1925 und Riedl 1955). Um ein solches Gerät für quantitative Untersuchungen geeignet zu machen, versah ich es mit einem Streckenzählwerk und einem von diesem auszulösenden Schließmechanismus (Abb. 1).

In der Praxis erlaubte das Gerät auch tatsächlich, von marinen Sedimentböden Flächen von einem halben bis hundert Quadratmeter quantitativ sauber abzutragen und einzubringen. Zudem wurde es durch verstellbare Dredgenschaufeln (Abb. 1*s*) möglich, auf die Schichtdicke der gesammelten Fläche Einfluß zu

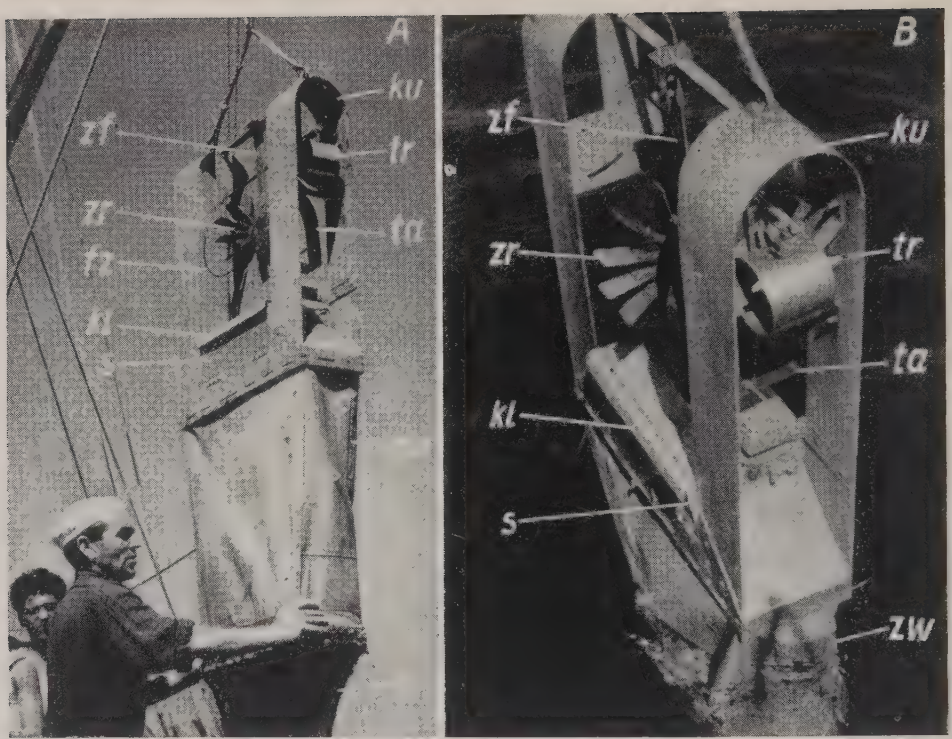


Abb. 1. Die verwendete Schlitten-Dredge.

A an Bord, B beim Einkommen; *fz* flexible Zählwerkwelle, *kl* Verschlußklappen, *ku* Kufen, *n* Netze, *s* Dredgenschaufeln, *ta* Bodentaster, *tr* Schreibtrommel des „Kinemeter", *zf* gefederte Aufhängung des Zählwerkes, *zr* Zählrad, *zw* Zwischensack.

nehmen. Ferner ergaben sich aus der Praxis grobe Hinweise auf die Geschwindigkeit, mit welcher das Gerät über die verschieden weichen Böden geschleppt werden soll, wie sie belastet und eingesetzt werden muß, um Fehler des Fangvolumens weitestmöglich zu vermeiden.

Um aber den Umfang und die Ursache der Fehler kennenzulernen, die eine solche Schlittenreuse beim Aufsammeln von Sedimentböden begeht, wurde der „Kinemeter" gebaut, der ihre Bewegung und ihre Lage zum Seeboden laufend registriert.

AUFGABE DES GERÄTES

In erster Linie sollte das Gerät über vier Vorgänge Nachricht geben, die beim Dredgen wahrscheinlich der Genauigkeit quantitativer Sammelergebnisse im Wege stand.

Es soll erfahren werden, in welcher Lage die Dredge den Seeboden berührt und welche Lage sie einnimmt, wenn sie durch Nachlassen der Trossenspannung liegen bleibt. Oft läßt sich feststellen, daß Dredgen zu tief in das Sediment geraten, und es liegt nahe, anzunehmen, daß sie beim Niederfallen oder beim Liegen zu tief in dieses versinken.

Ferner ist es von Interesse, zu wissen, wann die Dredge den Grund verläßt, denn es läßt sich — bei Zügen in geringerer Tiefe — manchmal feststellen, daß der Zug der Leine nachläßt. Man spürt, daß das Gerät zu arbeiten aussetzt und vermutet, daß es sich vom Boden abhob.

Besonders wichtig — für quantitative Studien — ist es, die Lage der Kufen zur Bodenoberfläche beim Zug zu kennen. Man möchte auf Grund der Sammelergebnisse annehmen, daß Schlittenreusen bei langsamem Zug und sehr weichem Bodengrund tiefer ins Sediment sinken als unter den entgegengesetzten Bedingungen. Keine Möglichkeit bestand aber, über das Ausmaß dieser Unbekannten ins Bild zu kommen.

Zuletzt ist auch noch das Bodenprofil von Bedeutung. Die gerade laufende Dredge muß — hinsichtlich der Schürftiefe — besonders auf gerippten und unebenen Böden Fehler machen. Auch diesen Fehler sollte das Gerät bekannt machen.

PRINZIP DES VERFAHRENS

Ausgegangen wird von der Verwendung einer selbstschließenden Schlittenreuse, wie in Abb. 1 wiedergegeben. Das Gerät läuft auf Kufen (*ku*), die durch ihre Länge und Breite, auf der Schlammoberfläche möglichst große Stabilisation geben sollen. Zwischen Kufen und Rahmen befinden sich (bilateral) die Schaufeln (*s*), die — verschieden weit ausgeklappt — erlauben, Bodenschichten von 0,5 bis 5 cm Mächtigkeit abzutragen. Daran schließt sich der Zwischensack (*zw*), der die Strömung in der Dredge ordnet, und an ihn schließt der Netzhalter mit drei Netzen, innerem Schutznetz, mittlerem Hauptnetz und äußerem Tragenetz (*n*). Das Dredgenmaul ist enger als der Netzquerschnitt, um stauungsarmes Eindriften über die Schaufeln zu garantieren. Das Zählrad (*zr*) vermißt die gelaufene Strecke und läßt nach eingestellter Entfernung die Verschlußklappen (*kl*) vor dem Dredgenmaul zufallen (Einzelheiten bei Riedl 1955).

In einer Kufe des Schlittens ist der Kinemeter untergebracht (Abb. 1, *tr*). Er besteht aus einer sich gleichmäßig drehenden Trommel (vgl. Abb. 2), auf welcher das Zählrad der Dredge die Wegmarken (*wm*) und ein Bodentaster (*ta*) die Lage des Seebodens einträgt. Ausgehend von einer sich gleichmäßig bewegenden Trom-

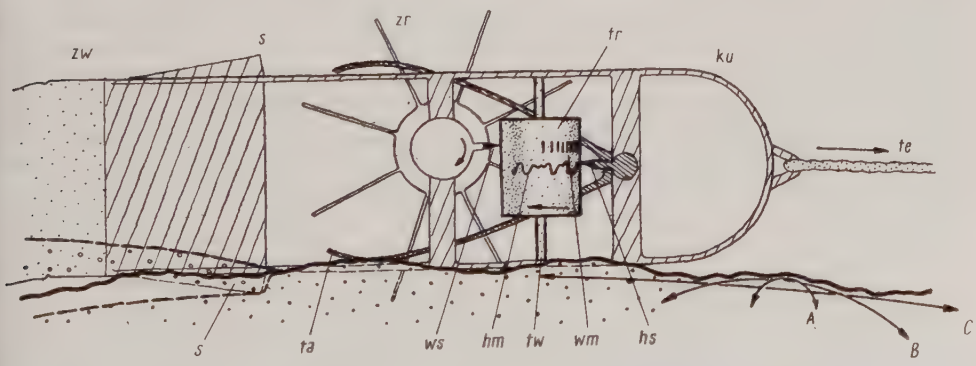


Abb. 2. Prinzipskizze von Schlitten und Kinemeter.

A kurze, B mittlere, C lange Elemente des Bodenprofiles; *hm* Höhenmarken, *hs* Höhenschreiber, *ku* Schlittenkufen, *s* Dredgenschaufeln, *ta* Bodentaster, *te* Trosse, *tr* Uhrwerktrommel, *tw* Trommelwelle, *wm* Wegmarken, *ws* Wegmarken-Schreiber, *zr* Zählrad, *zw* Zwischensack.

mel (bekannten Zeitintervallen), ergeben die Abstände der Wegmarken die jeweilige Geschwindigkeit, die selbst wieder der Lage der Dredge zum Boden, den Höhenmarken (*hm*) zugeordnet werden kann. Weg, Zeit und Lage können damit beliebig in Beziehung gesetzt werden, womit das Gerät über alle oben gestellten Fragen metrisch Auskunft geben kann.

An methodischen Details seien noch die folgenden beigefügt. Als Zeittrieb ist ein kräftiges Federuhrwerk verwendet worden. In wasserdichtem Gehäuse lief es in Motorenölfüllung, damit es druckunabhängig arbeitete. Dies hat den Vorteil leichter Ausführung, den Nachteil gewissen Mißganges bei größeren Temperaturunterschieden. Die Schreiboberfläche bildete sandstrahlgeblasenes Messing, das Schreibmaterial weiche Graphitminen, mit dem Vorteil einfachster Löschbarkeit und Seefestigkeit. Der Nachteil des improvisierten Verfahrens besteht darin, daß die Trommeloberfläche bei längerem Lauf mehrfach beschrieben wird, und daß von den Aufzeichnungen zur Auswertung eine Papierpause angefertigt werden muß. Geritzte Marken auf fortlaufenden Blankfilmen werden künftig die Auswertung vereinfachen. Damit Unebenheiten des Bodens leichter überlaufen werden konnten, wurde das Zählrad an einer Blattfeder (Abb. 1, *zf*) montiert. Die Übertragungen ihrer Umdrehungen auf den Schreiber der Wegmarken erfolgte darum mit Hilfe einer flexiblen Welle (*fz*). Der Taster ist — wie die ganze Dredge — bilateral gebaut, weil nicht vorauszusehen ist, auf welcher Seite die Schlittenreuse die Arbeit am Grund beginnt. Er besitzt ein Gegengewicht und eine genügend große Auflage, damit er möglichst wenig einsinkt. Aufgezeichnet wurden die Höhenmarken mit einem Viertel ihrer natürlichen Werte. Ferner wirkten die beiden Schreiber, in der geschilderten einfachen Anordnung, nicht übereinander, sondern nebeneinander auf die Trommel. Bei der Auswertung waren ihre Marken entsprechend zu versetzen (vgl. Abb. 3).

Die Wegmarken (*wm*) zeichnen die Zählwerkumläufe ein, ihre Entfernung gibt eine Umlaufstrecke wieder (hier 62,5 cm). Sie setzen aus, sobald das Zählwerk steht, indem die Dredge hält oder sich vom Boden abhebt. Die Höhenmarken zeichnen ein Bodenprofil oder genauer: den Abstand zwischen Kufe und Bodenoberfläche. Sehr kurze Bodenwellen, mit einer Längenamplitude in der Zentimetergrößenordnung kann der Taster nicht wahrnehmen (vgl. Abb. 2, A). Sie werden von ihm überlaufen. Solch kurze Wellen des Bodenprofils sind nur im stark schwingenden Wasser (Sandrippel) häufig. In der Tiefe sind sie selten und schwach und fallen wenig ins Gewicht. Regelmäßig aufgezeichnet werden die mittleren Bodenwellen — in der Dezimetergrößenordnung — (B). Die langen Bodenwellen, mit einer Längenamplitude von mehreren Metern (C) werden wiederum nicht aufgezeichnet, weil die Dredge an ihnen bereits entlangläuft und kaum Fehler in der Tiefenlage macht. Ein mittlerer Ausschnitt des Bodenprofils wird damit direkt abgebildet. Dazu kommen aber noch alle jene Fehler, die die Dredge sonst noch durch Springen oder Versinken machen mag, in die Aufzeichnung.

LAGE DER DREDGE UND BODENKONSISTENZ

Das Verhalten der Schlittenreuse auf verschieden weichen Böden ist aus dem Sammelergebnis allein schwer abzuschätzen. Aus dem Gesamtbild eines Sammeldiagramms läßt es sich jedoch leicht ablesen (vgl. in der Folge Abb. 4).

Betrachten wir zuerst das Verhalten des Gerätes bei einem Zug über weichen Schlammboden (Abb. 4). Gleich nach dem Ausfahren des Gerätes (*1*) kippt es (*2*) auf die andere Seite und durch Zufall schon nach 15 Sekunden ein zweites Mal

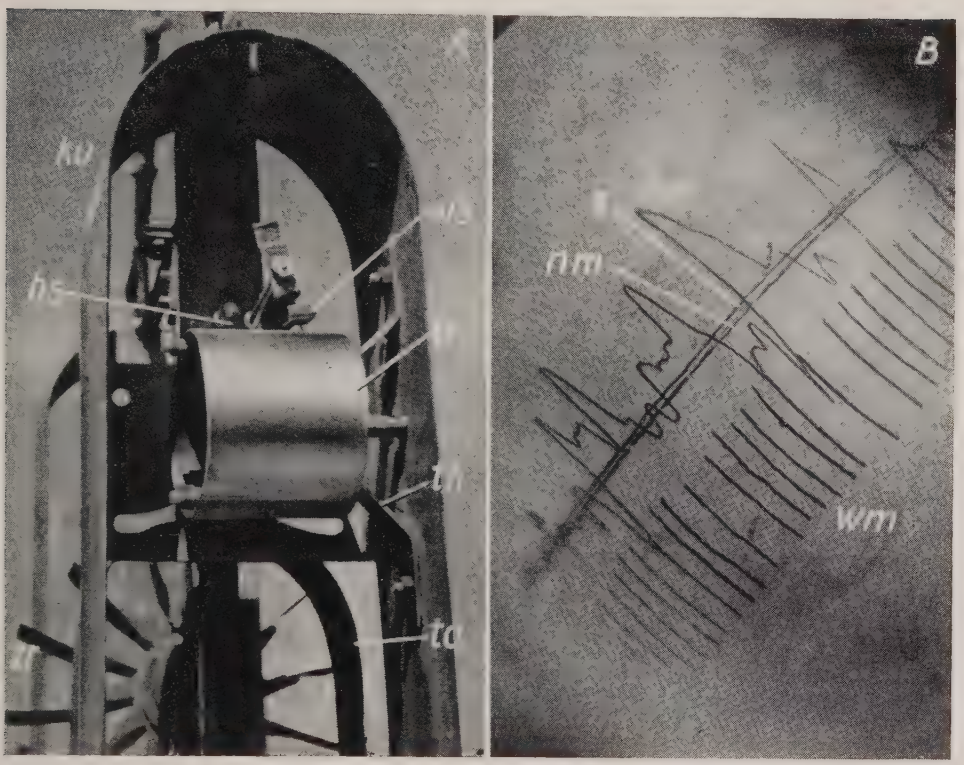


Abb. 3. Das Kinemeter.

A Übersicht, B Detail einer Trommelaufzeichnung; *hm* Höhenmarken, *hs* Höhenschreiber, *ku* Kufen, *nm* Null-Linie (des Höhenschreibers, zur Kontrolle vorgezeichnet), *ta* Taster, *th* Trommelhalter, *tr* Schreibtrommel, *wm* Wegmarken, *ws* Wegmarkenschreiber, *x* Höhenmarke des nächstfolgenden Umlaufes, *zr* Zählrad.

(*2a*). Erst dann kommt es in eine ausgeglichene Lage und segelt — der Taster ist durch den Wasserschwall recht gleichmäßig hochgedrückt (*3*) — weiter in die Tiefe. Dann fällt das Gerät in den Grund ein (*4*), und auch der Taster sinkt auf den Boden. Ohne sich zu bewegen, steckt die Reuse 6 cm tief im Schlamm (*6*). Inzwischen wird weiter Leine ausgeworfen und das Schiff in Position gebracht. Sobald der Zug der Leine die Reibung der liegenden Reuse zu überwiegen beginnt, zittert sie und macht niedere, kurze Bewegungen (*7*), gräbt sich etwa eine Sekunde lang noch weitere 5 cm (*7a*) in den Boden. Sobald aber der Lauf beginnt, steigen die Kufen in 2 bis 3 Sekunden auf die Bodenoberfläche herauf (*7b*). Bei der langsam anlaufenden Reuse (*8*) heißt das: auf einer Strecke von etwa 20 cm.

Das ist bereits eine wichtige Erfahrung, daß nämlich die Bewegung die Schlittenreuse sofort an der Bodenoberfläche stabilisiert.

Während des Laufes (*9*) sieht man die Schlittenkufe sehr präzise durch das Mittel des welligen Bodenprofils laufen, und man erkennt ferner, daß die Wellen dieses Profils 50 cm bis 1 m lang, aber kaum mehr als 2 cm hoch sind. Dabei handelt es sich gerade um jenen Ausschnitt des realen Bodenprofils, der für die Fehler einer Quantitativaufsammlung verantwortlich ist.

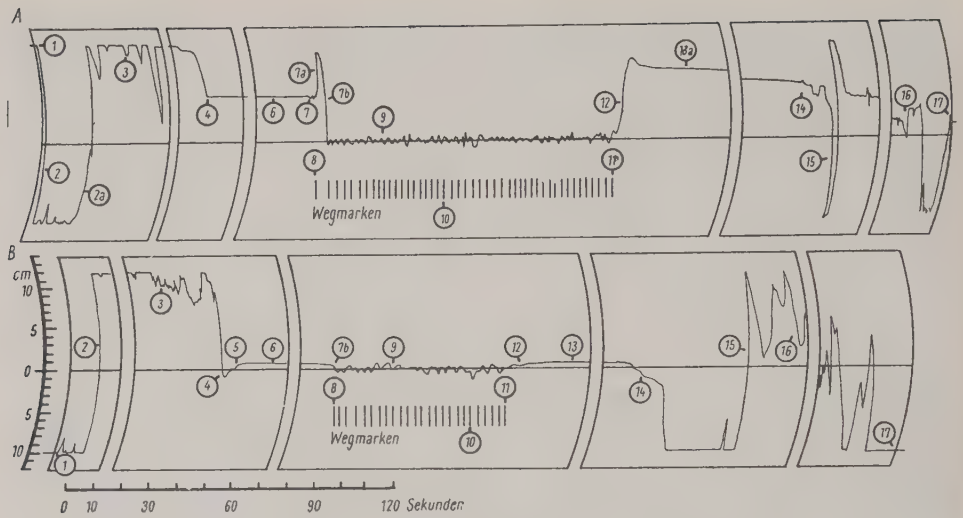


Abb. 4. Ausschnitte aus zwei Aufsammlungsdiagrammen.

A eines Zuges auf weichen Schlamm, B eines Zuges auf sandvermischtem Schlamm. Die Diagramme sind so orientiert, daß diejenige Seite mit der die Dredge sammelte, nach unten weist. Die Zahlen kennzeichnen die 17 charakteristischen Verhaltensabschnitte des Gerätes. Ihre Interpretation findet sich im Text.

Zwei Erfahrungen sind hier wieder hervorzuheben: a) Die Stabilisation der Dredge durch den Lauf ist am Grund außerordentlich hoch; b) die Profile desselben sind sehr nieder.

Die auf eine Aufsammlung von 5 m² eingestellte Reuse schließt die Klappen vor den Schaufeln nach der 20. Zählwerkumdrehung (*10*). Dieser Augenblick ist an Bord nicht bekannt, und da auch die bisher gelaufene Strecke nur schwer abzuschätzen ist, wird zur Sicherheit noch (1 Minute) länger gezogen. Sobalb die Leine losgeworfen wird, hält auch sehr rasch die Reuse (*11*), ohne wesentlich langsamer geworden zu sein. Und sofort beginnt sie in den weichen Boden zu versinken (*12*). Im Laufe von etwa 8 Sekunden sinkt sie 10 cm tief in den weichen Schlamm, und im Laufe des Liegens (*13a*) sinkt ihr auch noch der Taster nach (2,5 bis 3 cm in 150 Sekunden). Beim Anheben (*14*) steigt der Schlitten mit einigen kurzen Rucken aus dem Schlamm, der Taster sinkt zu Boden. Dann stellt sie sich steil auf (*15*) und kommt stetig steil (mit leicht pendelndem Taster (*16*) an Bord (*17*).

Mit der Berechnung der von der Reuse gemachten Sammelfehler soll sich das Schlußkapitel befassen. Hier sei noch das Diagramm einer Aufsammlung auf stark sandvermischtem Schlamm (Abb. 4B) interpretiert.

Nach dem Einsetzen (*1*) kippt auch hier die Reuse (*2*) bald nach dem Auslaufen, gleitet aber dann ruhig (*3*) mit hochgedrücktem Taster. Nach dem Einstürzen (*4*) über einer Kuppe sinkt sie nur 1 cm ein (*5*), und der Taster sackt lediglich um Millimeter nach. Beim Anziehen der Leine steigt sie innerhalb von Sekunden (*7b*) an die Bodenoberfläche und beginnt (*8*) mit ziemlich hoher Geschwindigkeit. Die Bodenwellen sind auch nur 2 cm hoch, aber meist über 1 m lang (*9*). Beim Schließen (*10*) entsteht ein merklicher Stau. Nach Loswerfen der Leine hält sie ebenfalls sofort (*11*) und sinkt langsam (*12*) 1 cm tief ein. Der Taster sackt wieder nur Milli-

meter nach. Beim Einholen stellt sie sich am Ort glatt auf (*14*), steht bald senkrecht (*15*) und kommt in dieser Lage (*16*) ein (*17*).

Beim Springen und dem darauffolgenden Liegen von Reusen beim Zug, etwa bei schwierigeren Wetterbedingungen wird das Diagramm entsprechend komplizierter.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß die verwendete Schlittenreuse beim Liegen und Einfallen verschieden tief in die Substrate einsinkt, daß sie sich aber beim Laufe unabhängig von dessen Härte mit großer Genauigkeit an seiner Oberfläche stabilisiert.

LAGE DER DREDGE UND GESCHWINDIGKEIT

Experimente über die Stabilisation der Reuse auf verschieden weichen Böden haben die Abhängigkeit von der Zuggeschwindigkeit ganz übereinstimmend gezeigt. Es wird darum genügen, ein Beispiel zu interpretieren (vgl. in der Folge Abb. 5).

Im Zeitpunkt Null, im Augenblick der ersten geschriebenen Wegmarke hat die Reuse mit einer Geschwindigkeit von 0,5 m/sec bereits ihre Stabilisation auf der Bodenoberfläche erreicht. Diese Lage behält die Schlittendredge bei, solange die Fahrt nur innerhalb eines Bereiches von 0,5 und 0,9 m/sec schwankt.

Auffallend sind dabei die ziemlich rhythmisch auftretenden — ganz unbeabsichtigten — Änderungen der Geschwindigkeit. In Abständen von etwa 10 Sekunden erhält der Schlitten Impulse, die sein Gleiten innerhalb von Sekunden wesentlich erhöhen, um dann langsam abzuklingen. Zudem folgen sie bei größerer Grundgeschwindigkeit rascher aufeinander. Vermutlich hängen sie mit der schwingenden Eigenbewegung der Trosse zusammen, und bei Zügen in größeren Tiefen werden sie wohl an Bedeutung gewinnen.

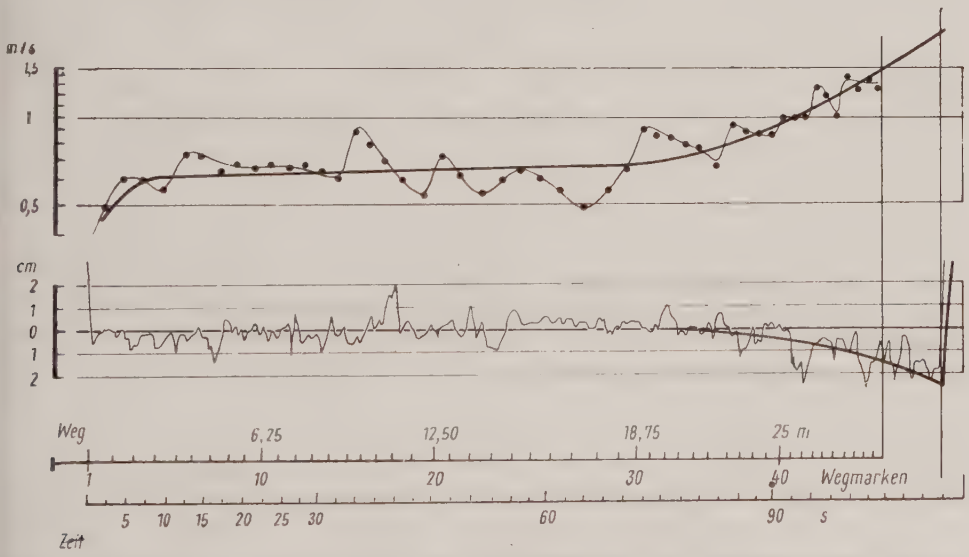


Abb. 5. Schaubild der Abhängigkeit der Dredgenstabilität von der Geschwindigkeit, die sich aus Zeit- und Wegmarken ergibt.
Die mittlere Veränderung der Geschwindigkeit und der Dredgenlage zum Seeboden ist kräftiger hervorgehoben. Der Zug erfolgte auf Schlammboden von durchschnittlich rauher Oberfläche.

Sobald nach 90 Sekunden Laufzeit die Reuse eine Geschwindigkeit von 1 m/sec erreicht, beginnt sie sich leicht vom Boden abzuheben. Noch läuft das Zählrad, und der Taster schreibt, aber der in der Höhe des Schreibers gelegene Kufenteil gleitet bereits ½ cm über dem Grund. Nach 15 Sekunden erreicht die Reuse (durch weitere Beschleunigung des Schiffes) die Geschwindigkeit von 1,5 m/sec; die Kufen heben sich schon 1,5 cm vom Grund, und das Zählrad setzt aus. Sein Eingriff in das Substrat ist zu gering geworden. Und nach weiteren 7 Sekunden, in welchen die Geschwindigkeit weiter gesteigert wurde und wahrscheinlich gerade

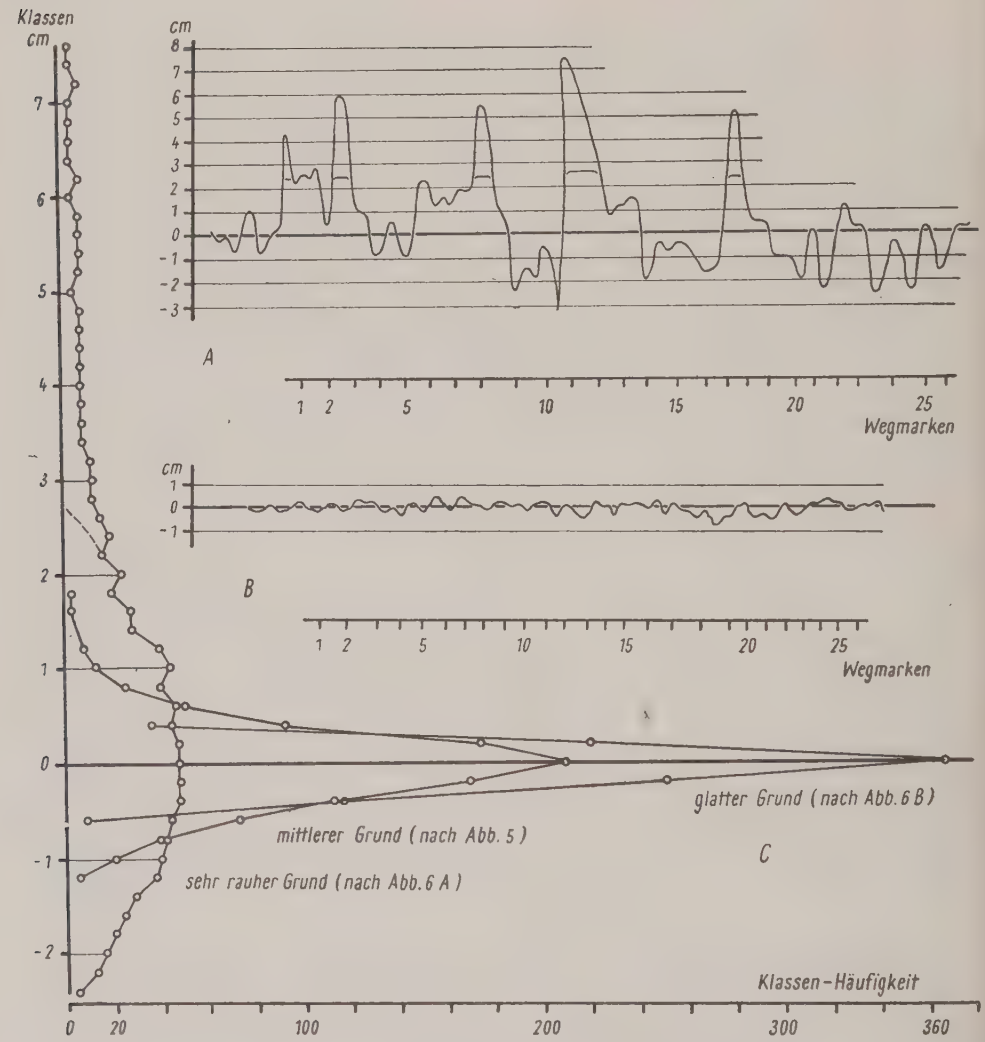


Abb. 6. Die Variabilität der Bodenprofile.

A sehr rauhes Bodenprofil (stark sandvermischte Schlamme mit Schollen sekundären Hartbodens, in den Kurvenspitzen ausgeklammert); B glatter, reiner Schlammgrund; C die Variationskurven dreier Bodenprofile.

2 m/sec erreichte, hebt sich die Dredge ganz vom Grund ab, stellt sich auf, segelt, und der Stau drückt den Taster nach oben.

Eine segelnde Dredge holt rasch an Weg nach und fällt wieder ein. Das dabei auftretende Einsacken haben wir bereits besprochen. Es ist klar, daß eine springende Reuse große Fehler in der Aufsammlung macht. Sie schürft vor dem Abheben zu flach und sinkt beim Einfallen zu tief ins Substrat.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß das Gerät — ziemlich unabhängig von der Konsistenz des Grundes — bei Geschwindigkeiten unter 0,8 m/sec gleichmäßig stabilisiert ist, diese Stabilisation aber bei höherer Geschwindigkeit rasch verliert

BODENPROFIL UND SAMMELFEHLER

Nach der bisher gemachten Erfahrung, daß die Reuse während des Laufes und bei geringen Geschwindigkeiten hinreichend an der Bodenoberfläche stabilisiert ist, kann der Einfluß der Bodengestalt selbst untersucht werden.

Wie aus der Prinzipskizze (Abb. 2) sowie aus den bereits betrachteten Bodenprofilen (Abb. 4 und 5) erhellt, ist auch bei gut stabilisiertem Schlittenlauf mit Fehlern in der Schürftiefe zu rechnen. Diese müssen von der Höhe des Bodenprofils abhängen, weil die Schaufeln des Gerätes in Kuppen zu tief einschneiden und kurze Bodentäler überlaufen werden. Zudem ist aber bereits deutlich geworden, daß dieses Profil nur sehr geringe und gestreckte Höhen aufzuweisen hat. Diese Erfahrung ist schon durch die automatische Photographie von tieferen Meeresböden gemacht worden (vgl. Ewing, Vine und Worzel 1946, Owen 1950, Riedl 1956, Shepard und Emery 1954). Auch die Fernsehstudien (Barnes 1953, 1958) und zuletzt die Untersuchungen mit Hilfe des Bathyscaph (Piccard und Dietz 1957) haben diese Erfahrung bestätigt. Die tiefen Sedimentböden sind von außerordentlich glatter Oberfläche, sobald sie aus dem Dünungsbereich treten und nicht von speziellen Strömungen getroffen werden.

Über das Ausmaß dieser Unebenheiten geben — soweit sie die Sammelergebnisse betreffen — die gezeichneten Profile Aufschluß. In gleichem Maßstab ist in Abb. 5 ein mittleres, in Abb. 6A ein sehr rauhes, in Abb. 6B ein glattes Schlammbodenprofil aufgezeichnet. Es zeigt sich dabei, daß die Höhe der Amplitude jeweils ziemlich gleichbleibend, von $\pm 0{,}5$ über 1 und 2 cm bis etwa 5 cm reicht, wohingegen die Länge derselben von 30 cm bis 1,5 m vermessen wird.

Indem man nun in geringen Abständen (hier etwa alle 6 cm) die Abweichung von der Nullinie (der Kufenfläche) vermißt, gewinnt man das Bild der Bodenstreuung (Abb. 6B). Rechnerisch gewinnt man aus ihren Werten das Maß ihrer Rauhigkeit oder mittleren Abweichung σ sowie die durchschnittliche Lage der Kufe zum Bodenprofil durch die Entfernung des Mittelwertes von der Nullinie.

	Mittelwert (mittlere Lage der Reuse)	Streuung (mittlere Rauhigkeit)	
Glatter Schlammgrund	— 0,3 mm	2 mm	(Abb. 6B)
Mittlerer Schlammgrund	— 0,2 mm	4,5 mm	(Abb. 5)
Rauher Schlamm	+ 1,5 mm	10 mm	
Rauher Schlamm mit Hartbodenschollen	+ 10 mm	22 mm	(Abb. 6A)

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die mittlere Abweichung der fahrenden Reuse von der Bodenoberfläche außerordentlich gering ist (meist unter der Millimetergrößenordnung), und daß die mittlere Rauhigkeit der weichen Sedimentböden — selbst nur in der Millimeterordnung — für die Fehler der quantitativ arbeitenden Reuse verantwortlich wird.

DIE GRÖSSE DER SAMMELFEHLER

Bei der hohen Stabilität der Reuse an der Bodenoberfläche sowie bei der Flachheit der vermessenen Bodenprofile darf das Sammelgerät auch auf die Beantwortung schwieriger quantitativer Fragen eingestellt werden. Schon früher habe ich über die Fähigkeit der Geräte berichtet (RIEDL 1955), Böden nicht nur in bestimmten Flächen, sondern auch in bestimmten Schichten aufzusammeln. Erstere Aufgabe wird durch Zählwerk und Klappen, letztere durch die Stabilisation der Kufen und die Einstellung der Schaufeln („s" in Abb. 1 und 2) gesteuert.

Ist lediglich die Aufgabe gegeben, die Organismen der Bodenoberfläche im eingestellten Areal verlustlos aufzusammeln, so können — schon bei einer Schaufelstellung von 1 bis 2 cm Schürftiefe — die gemachten Fehler ganz vernachlässigt werden.

Wünscht man aber, über die Fauna einer Bodenschichte bestimmter Dicke verwendbare Zahlen zu erhalten, so müssen zweierlei Fehler ins Auge gefaßt werden: quantitative und qualitative. Die quantitativen Fehler entstehen dadurch, daß die Kufen etwas zu hoch oder zu tief durch die Bodenwellen laufen (der Mittelwert der Bodenstreuung vom Nullwert abweicht). Das reale Sammelvolumen wird dann größer oder kleiner sein als das gewünschte. Die qualitativen Fehler ergeben sich daraus, daß ein bestimmter Prozentsatz des gesammelten Gesamtvolumens aus Schichten stammt, die tiefer liegen als die gewünschte.

Als die übersichtlichste Darstellung der Bewegung der Reusenschaufel zur Bodenoberfläche empfiehlt sich die Ogive, die sich aus der Streuungskurve (Abb. 6C) der jeweiligen Bodenformen ergibt (vgl. Abb. 7).

Man erkennt, daß die Schaufelkante im Verhältnis zu der gestreckt orientierten Bodenoberfläche zu tief oder zu hoch (linke und rechte Bildseite) in das Sediment faßt. Das Beispiel einer auf 1 cm Mächtigkeit eingestellten Aufsammlung über einem Boden mit σ 4,5 mm sei zur Interpretation hervorgehoben. Das zwischen den Schürftiefen 0 und 1 cm liegende Rechteck entspricht dem Aufriß der stark verkürzt gedachten Sammelstrecke. Es wird von der Schaufelschneide im Idealfall entlang seiner Unterkante, im gegebenen Realfall entlang der Ogive-σ-4,5 mm unterlaufen. Im rechten Teil entsteht durch zu hohe Schaufellage ein Verlust aus der aufzusammelnden Schicht, im linken Teil, wo sie zu tief faßt, ein Überschuß aus tiefer gelegenen Bodenschichten. Die Realaufsammlung besteht damit aus dem theoretischen Sammelvolumen minus der Verluste (in dieser Schichte [punktiert]) plus dem Überschuß (aus zu tiefen Schichten [schraffiert]).

Der quantitative Fehler ist in der Folge als die Abweichung des Realvolumens vom Idealvolumen ausgedrückt, der qualitative Fehler als Anteil des Überschusses am Realvolumen (beides in Prozenten).

Es ist ganz evident, daß der qualitative Fehler (wie das schon aus Abb. 7 hervorgeht) mit gröber werdendem Boden und mit kleiner werdender Schürftiefe zunehmen muß. Der quantitative Fehler scheint hingegen bei nicht zu rauhen Böden und nicht zu geringer Schürftiefe ganz gering zu bleiben.

Abb. 7. Die mittlere Bewegung der Dredgenschaufel auf verschieden rauhen Schlammböden (von σ 2 bis 22 mm), dargestellt in Form der Ogive.
Hervorgehoben ist das Beispiel einer 1 cm tiefen Schürfung auf einem Boden mit σ 4,5 mm (Überschuß aus zu tiefer Schicht schraffiert, gewonnenes Volumen aus der gewünschten Schicht punktiert, Verlust aus derselben weiß gelassen).

Das Ergebnis dieser empirisch gewonnenen Beziehung ist in Abb. 8 wiedergegeben. Man erkennt, daß man, ohne einen qualitativen (Abb. 8A) Fehler von 20 % zu erreichen, mit Schürftiefen von 5 cm noch auf groben Böden bis zu einem σ von 10 bis 15 mm arbeiten kann, daß auf mittleren Böden bis zu einer Schichtentrennung von 1 cm Mächtigkeit und auf glatten Böden bis zur Genauigkeit der Bodenzerlegung in 5-mm-Schichten geschritten werden kann. Die Fehler im quantitativen (Abb. 8B) Bereich können bei der Bearbeitung von Böden unter einem σ von 10 mm und bis zu einer Schichtgenauigkeit von 1 cm überhaupt vernachlässigt werden.

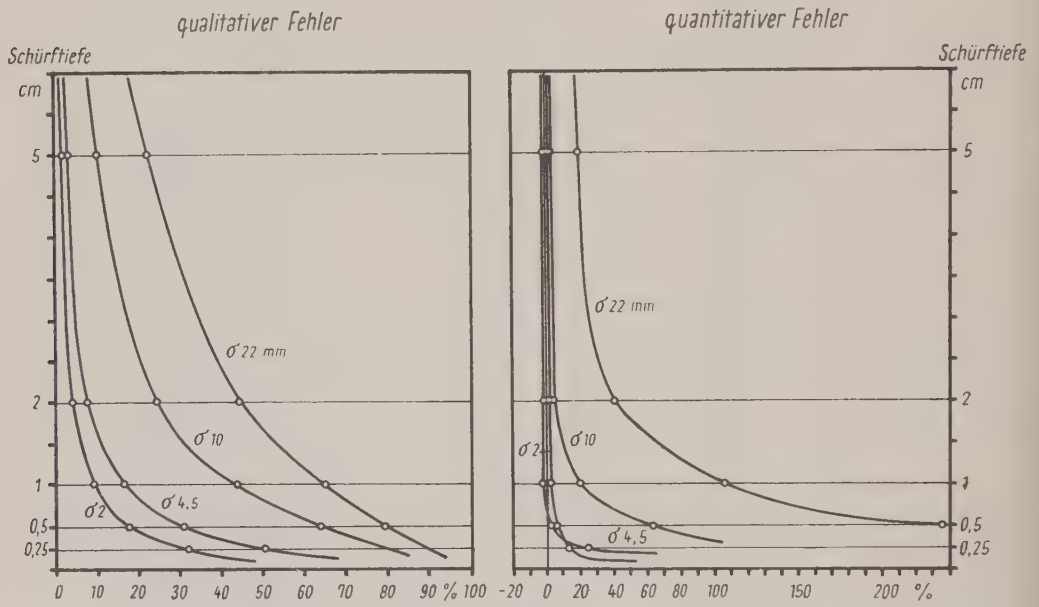


Abb. 8. Umfang der Sammelfehler abhängig von Bodenrauhigkeit und Schürftiefe. A qualitativer Fehler: als Anteil des Überschusses aus zu tiefen Schichten in Prozent des Realvolumens, B quantitativer Fehler: als Abweichung des Real- in Prozent des Idealvolumens.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß bei der Untersuchung von Beständen bestimmter Flächen die auftretenden quantitativen Fehler ganz vernachlässigt werden können, wenn die Schürftiefe auf 1 bis 2 cm eingestellt ist. Bei der Untersuchung der Bestände in Bodenschichten kann der quantitative Fehler unter einer Bodenstreuung von 10 mm und einer Schichtgenauigkeit von 0,5 bis 1 cm ebenso vernachlässigt werden. Der qualitative Fehler bleibt von den rauhesten bis zu den glatten Schlammböden im Schichtbereich von 5 cm bis unter 0,5 cm gut kalkulierbar.

Damit ist methodisch die Möglichkeit gegeben, die Bewegung gut stabilisierter Schlittenreusen — in beliebiger Meerestiefe — so genau unter Kontrolle zu halten, daß nicht nur die Bestände pro Fläche, sondern auch in ihrer Schichtung bis zu einer Genauigkeit von 0,5 bis 1 cm quantitativ zu bestimmen sind.

INTERNATIONALE REVUE
DER GESAMTEN HYDROBIOLOGIE

Band 44 · 1959

INTERNATIONALE REVUE DER GESAMTEN HYDROBIOLOGIE

Begründet von R. Woltereck

HERAUSGEGEBEN VON

Hubert Caspers, Hamburg · Fritz Gessner, München
Arno Wetzel, Leipzig

UNTER MITARBEIT VON

P. Bourrelly, Paris · V. Brehm, Lunz · B. Fott, Prag · D. G. Frey, Bloomington
H. Luther, Helsinki · R. Margalef, Barcelona · C. H. Mortimer, Millport
H. Oka, Tokio · W. Rodhe, Upsala · W. Schäperclaus, Berlin
V. Tonolli, Pallanza · L. Zenkevitch, Moskau

BAND 44 · 1959

VEB DEUTSCHER VERLAG DER WISSENSCHAFTEN · BERLIN

Die „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie“ veröffentlicht Originalarbeiten aus allen Zweigen der Hydrobiologie.

Redaktion und Verlag:

VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin W 8, Niederwallstraße 39.

Alle Rechte vorbehalten. Nachdruck, auch auszugsweise, ist nur mit Genehmigung des Verlages gestattet. Veröffentlicht unter der Lizenznummer 5431 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.

Herstellung durch den VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin.

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser“ Jena.

Erscheinungsweise:

Von der Zeitschrift erscheint jährlich 1 Band in 4 Heften, Umfang je Heft etwa 160 Seiten, Preis je Band DM 120,— Preis je Heft DM 30,—.

Bezugsmöglichkeiten:

Im Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik einschließlich des demokratischen Sektors von Groß-Berlin ist die Zeitschrift durch den Buchhandel zu beziehen.

Im Gebiet der Deutschen Bundesrepublik und der Westsektoren von Berlin ist die Zeitschrift durch den Buchhandel oder direkt durch die Firmen „Kunst und Wissen“, Inh. E. Bieber, Stuttgart S, Wilhelmstraße 4, KAWE, Kommissionsbuchhandlung GmbH. Berlin-Charlottenburg 2, Hardenbergplatz 13, und „Helios-Literatur-Vertriebs-GmbH“, Berlin-Borsigwalde, Eichborndamm 141—167, zu beziehen.

Bestellungen aus dem Ausland werden direkt an den VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin W 8, Niederwallstraße 39, erbeten.

INHALTSVERZEICHNIS

Originalarbeiten

Beklemishev, C. W.: Sur la colonialité des diatomées planctoniques 11

Bogorov, B. G.: On the standardisation of marine plankton investigations 621

Brehm, V.: In memoriam Professor Dr. Richard Woltereck 1

Bursche, Eva-Maria: Untersuchungen über den Detritusgehalt in Seen und Flüssen . . 439

Bursche, E.-M., Kühl, H., u. Mann, H.: Beziehungen zwischen dem Chemismus und der Phytoplanktonentwicklung auf der unteren Weser 277

Caspers, H.: Vorschläge einer Brackwassernomenklatur („The Venice System"). Beschluß des Symposiums in Venedig, April 1958 313

Ercegović, Ante: Les facteurs de sélection et d'Isolement dans la génèse de quelques espèces d'algues adriatiques 473

Frey, D. G.: The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera) 27

Gerlach, Seb. A.: Neue Meeres-Nematoden aus dem Supralitoral der deutschen Küsten 463

Krefft, G.: Richtlinien zur Erstbeschreibung von Fischarten, aufgestellt im Verlauf der zweiten deutschen Arbeitstagung deutscher Ichthyologen 309

Ladiges, W.: Neue Fischarten aus der Sammlung des Zoologischen Staatsinstituts und Zoologischen Museums in Hamburg. *I. Crenicara filamentosa* spec. nov., ein neuer seltener Cichlide aus Südamerika 299

Ladiges, Werner: Beiträge zur Kenntnis der Cichliden des Tanganjika-Sees I 431

Löffler, H.: Beiträge zur Kenntnis der Iranischen Binnengewässer I. Der Niriz-See und sein Einzugsgebiet 227

Meinken, H.: Zur Kenntnis von *Hemigrammus ocellifer* Steindachner 1883 und *Hemigrammus ocellifer falsus* subspec. nov. (Pisces, Characidae, Tetragonopterinae) 303

Münzing, Joachim: Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces). Untersuchungen im Elbegebiet 317

Palmén, Ernst, and Lindeberg, Bernhard: The marine midge, *Clunio marinus* Hal. (Dipt., Chironomidae) found in brackish water in the Northern Baltic 383

Schräder, Theodor: Zur Limnologie und Abwasserbiologie von Talsperren. Obere Saale (Thüringen) 485

Schroll, Fritz: Zur Ernährungsbiologie der steirischen Ammocöten *Lampetra planeri* (Bloch) und *Eudontomyzon danfordi* (Regan) 395

Schwabe, G. H.: Biometrische Daten zur Schale von *Concholepas concholepas* (Brugière) (Moll., Muricidae) an der chilenischen Küste und ihr ökologischer Indikatorwert . . . 449

Vinogradov, M. E.: Über die quantitative Verbreitung des Tiefseeplanktons im nordwestlichen Teil des Stillen Ozeans 217

Werner, B.: Das Prinzip des endlosen Schleimfilters beim Nahrungserwerb wirbelloser Meerestiere 181

Wieser, W.: Zur Ökologie der Fauna mariner Algen mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres 137

Zahner, R.: Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers 51

Gedenktage

Prof. Dr. Vinzenz Brehm zum 80. Geburtstag 133

Buchbesprechungen

Berrill, N. J.: Atlantische Wunderwelt 472

Carson, Rachel: Am Saum der Gezeiten 472

Deutsche Antarktische Expedition 1938/39. Wissenschaftliche Ergebnisse. 2. Bd., Lieferung 1—3 469

Dietrich, Günter: Allgemeine Meereskunde. Eine Einführung in die Ozeanographie mit Beiträgen von Kurt Kalle 131

Flemming, Hans-Walter: Wüsten, Deiche und Turbinen. Das große Buch von Wasser und Völkerschicksal 132

Höll, K.: Untersuchung, Beurteilung, Aufbereitung von Wasser 131

Macan, T. T., and Worthington, E. B.: Life in Lakes and Rivers 471

Papers in Marine Biology and Oceanography, to honour Henry Bryant Bigelow. Editor Dr. Mary Sears 470

Perspectives in Marine Biology. Edited by A. A. Buzzati-Traverso 469

Precht, H., Christophersen, J., u. Hensel, H.: Temperatur und Leben 316

Samojlov, I. V.: Die Flußmündungen 316

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Studie wird ein „Kinemeter" beschrieben, dessen Aufgabe es ist, genaue Angaben über das Bewegungsverhalten von Schlittendredgen auf Sedimentböden beliebiger Meerestiefe zu machen. Die Praxis zeigt, daß beim Laufen mit geringer Geschwindigkeit eine große Stabilisation des Sammelgerätes auf der Bodenoberfläche erreicht werden kann, und daß die auftretenden Fehler bei der Aufsammlung von dem jeweiligen Profil des Seebodens und nicht von dessen Konsistenz herrühren. Das vom Kinemeter gleichzeitig mit dem Verhalten der Dredge registrierte Bodenprofil läßt die Größe des gemachten Fehlers selbst bestimmen. Dabei zeigt sich, daß unter normalen Bedingungen die quantitativen Fehler an aufgesammelter Oberfläche und an geschürftem Substratvolumen so klein bleiben, daß sie ganz vernachlässigt werden können. Die qualitativen Fehler, die bei der Untersuchung der Faunenschichtung in tiefen Sedimentböden auftreten müssen, lassen sich berechnen. Auf Tiefenböden mittlerer Rauhigkeit sind die Sammelfehler selbst bei der Abtragung nur 5 bis 10 mm starker Schichten noch gut kalkulierbar.

Literatur

Barnes, H., 1953: Underwater television and marine research. Discovery **1**, 6.

— 1958: The Future of Underwater Television. Perspectives in marine biology (Symposium). University of California Press.

Ekman, S., 1911: Neue Apparate zur qualitativen und quantitativen Erforschung der Bodenfauna der Binnenseen. Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. **3**.

— 1933: Über einen neuen Bodengreifer für marin-zoologische Zwecke. Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. **28**.

Ewing, M., Vine, A., u. Worzel, J. L., 1946: Photography of the Ocean Bottom. J. Opt. Soc. Amer. **36**.

Mortensen, T., 1925: An Apparatus for catching the Micro-Fauna of the Sea-Bottom. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren **80**.

Owen, D. M., 1951: Deep Sea Underwater Photography and some Recent Stereoscopic Applications. Photogrammetrical Engeneering. Märzheft 1951.

Piccard, J., and Dietz, R., 1957: Oceanographic observations by the bathyscaph Trieste (1953—1956). Deep-Sea Res. **4**/4.

Riedl, R., 1955: Aufsammlung tiefer Meeresböden in abgegrenzten Schichten und Flächen. Arch. f. Hydrobiol. **51**.

— 1956: Automatische Photographie von Meeresböden für ökologisch-faunistische Zwecke. Österr. Zool. Zschr. **6**.

— 1958: An Attempt to Test the Efficiency of Ecological Field Methods and the Validity of their Results. Perspectives in marine biology (Symposium), University of California Press.

Saint-Hillaire, C., 1909: Eine Dredge mit auswechselbaren Messern. Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. **2**.

Shepard, F. P., and Emery, K. O., 1946: Submarine Photography of the California Coast. Jour. Geol. **54**.

Dr. Rupert Riedl
I. Zoologisches Institut
der Universität Wien
Wien I, Dr.-Karl-Lueger-Ring 1

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	1	1960	169—171

L. Décloitre

École Nationale d'Agriculture, Meknès, Maroc

PERFECTIONNEMENTS APPORTÉS À UN APPAREIL POUR UNE TECHNIQUE D'ISOLEMENT DES MICROORGANISMES DU SOL, DES MOUSSES, DES EAUX

Dans la séance du 17 novembre 1958 de l'Académie des Sciences de Paris, Monsieur le Professeur Vandel présentait une note au sujet de l'appareil de Mm. Bonnet et Thomas pour l'isolement des Thécamoebiens du sol.

Nous avons essayé cet appareil qui donne des résultats satisfaisants, mais nous croyons devoir, après une période d'essais, y apporter quelques modifications qui permettent d'obtenir des résultats encore plus séduisants.

Le procédé de barbotage du gaz carbonique décrit par les auteurs précédents est, selon nous, imparfait. Une étude un peu détaillée nous a montré que la circulation du gaz dans l'eau ne brasse pas la totalité du liquide contenu dans le récipient. Pour le genre d'étude spéciale que faisaient Bonnet-Thomas le défaut était peu sensible. Mais comme notre but était d'étudier, avec la collaboration de plusieurs spécialistes, la faune microscopique des sols et des mousses, le procédé s'est révélé insuffisant. Il s'agissait, pour nous, de séparer la plus grande partie des organismes du sol ou des mousses et de les trier si possible de façon à les avoir tout prêt pour étude.

Avec nos collègues Mm. Behar et Vallee et grâce à leur collaboration, nous avons mis au point l'appareil représenté par notre figure.

Nous avons pris une ancienne colonne à dessécher d'environ 30 centimètres de haut. En 1, nous avons mis un filtre formé d'une lame de verre fritté de № variable suivant ce que nous désirions faire. En 4, nous avons l'arrivée de gaz. En 5 un entonnoir à robinet. En 6 un petit entonnoir cylindrique à robinet à séparation. En 2 nous avons ajouté une ampoule à brome avec tube coudé à robinet faisant office de réserve de liquide: cette dernière disposition permet de maintenir constant le niveau du liquide dans le flacon 3.

Voici, selon nous, les avantages que cet appareil possède sur celui qui nous avait servi de modèle.

Il est beaucoup plus haut et le liquide est beaucoup mieux traversé par le courant gazeux, l'arrivée de gaz se faisant au fond du récipient grâce à la lame de verre fritté incorporé dans l'appareil. Le courant se fait de bas en haut dans le liquide et se termine par le haut de l'appareil après avoir parcouru toute la masse du liquide. A mesure que le gaz se dégage par l'entonnier cylindrique de récolte en 6 en entrainant un peu de liquide et les éléments triés, il se fait un vide de

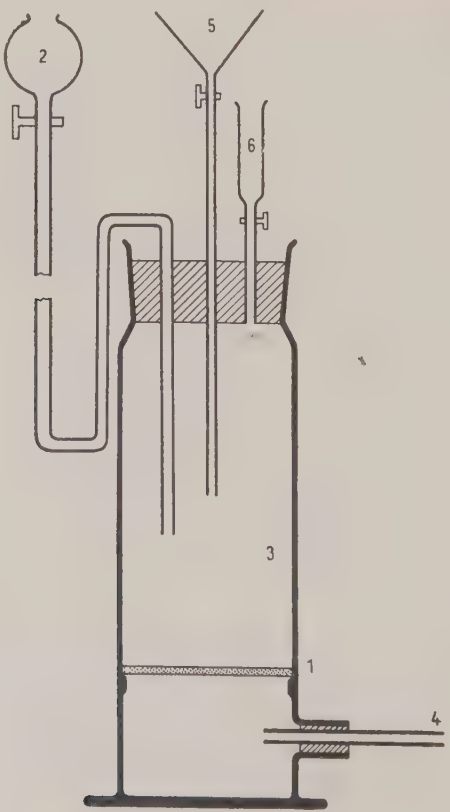
liquide dans le flacon 3 que l'on peut combler en ouvrant le robinet de 2: ce qui évite la montée difficile des éléments en 6; car nous avions constaté qu'il se faisait un certain vide sous le bouchon de l'appareil. Ce tube d'ailleurs permet de juger facilement de la pression du liquide qui arrive dans l'appareil par les bas.

Nous avons fait plusieurs essais avec cet appareil en utilisant différents gaz. En faisant arriver du gaz méthane, nous avons recueilli facilement les ciliés du sol. L'arrivé de gaz butane ou propane, nous a permis de recueillir facilement des insectes inférieurs, des pupes de diptères et autres, des rotifères dans le sol ou dans les mousses. L'arrivée de gaz carbonique, nous a permis de recuillir, comme Bonnet-Thomas, les thécamoebiens et en plus des diatomées.

Voici la technique suivie dans deux cas particuliers, comme exemple.

Monsieur le Professeur Negre nous a remis un échantillon № 2.485 de mousse provenant d'une cuvette plate avec nappe d'affleurement au nord du volcan Tamarakouit sur la piste de Bekrit au Maroc recueilli en juin 1959.

Nous avons introduit le tout dans le flacon, sans aucune précaution en enlevant le bouchon cette fois. Après avoir bouché soigneusement, nous avons fait arriver de l'eau par l'entonnoir 5 et rempli le tube à ampoule 2. Par le tube 4 nous avons fait arriver du gaz propane. Nous avons recueilli en 6 des rotifères, des larves d'insectes, etc, qui sont envoyés à des spécialistes pour étude. Ensuite, nous avons fait arriver du gaz carbonique et en 6 nous avons recueilli thécamoebiens et diatomées des mousses humides en masse.



Dans un autre cas, nous avons pris, suivant la technique BONNET-THOMAS, une poignée de terre prise au hasard dans une allée du jardin de l'établissement. Nous l'avons mise dans l'entonnoir 5. Nous avons fait arriver un courant d'eau dessus, le robinet étant ouvert, jusqu'à remplissage du flacon, en laissant ouvert le robinet 2 et fermant le robinet 6. Nous avons fait arriver lentement par le tube 4, un courant de gaz méthane et ouvrant immédiatement le robinet 6, puis avec l'aide de 2, nous maintenons le plein du flacon 3 à mesure qu'il monte un peu de liquide en 6 contenant en même temps des éléments triés. L'arrivée du gaz dure de une demi minute à deux minutes environ. En fermant le robinet 6, nous trouvons au fond de l'entonnoir cylindrique un peu de liquide riche en ciliés. Nous l'avons recueilli et, avantage de notre dispositif, nous avons fait arriver un courant de gaz carbonique et recueilli les thécamoebiens, comme BONNET-THOMAS.

En résumé, notre appareil permet de mieux brasser le liquide, de séparer les thécamoebiens du sol comme celui de BONNET-THOMAS et en plus de pouvoir séparer les éléments entre eux, même grossièrement en faisant passer des courants de gaz variés.

On pourrait envisager d'utiliser aussi d'autres liquides que l'eau pour séparer d'autres éléments entre eux: nous ne l'avons pas fait, pensant que nos modifications, telles qu'elles sont, sont suffisantes pour intéresser les hydrobiologistes par leurs applications. Chaque utilisateur pourra, selon son cas personnel, varier la technique d'isolement en utilisant, soit des liquides variés, soit des gaz variés.

Précisions encore une fois, qu'il s'agit d'un perfectionnement apporté à l'appareil BONNET-THOMAS, lui assurant, croyons-nous, des applications plus étendues et plus variées auprès de certains hydrobiologistes ou des spécialistes de la microfaune des sols, des mousses, de lieux humides, etc.

Prof. Dr. L. DÉCLOITRE
École Nationale d'Agriculture
Meknès, Maroc

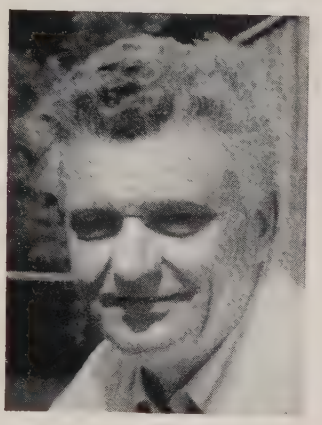
Berichtigung

zu Band 44, Heft 3, 1959, Seite 149

In der ersten Zeile der Überschrift muß es heißen;

Concholepas concholepas

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	173—174



Franz Sauberer

FRANZ SAUBERER †

Am 29. Oktober 1959 erlag FRANZ SAUBERER einem Herzinfarkt. Die meisten Limnologen dürften ihn persönlich wohl erst wenige Wochen vor seinem Tode kennengelernt haben, als er auf dem 14. Limnologenkongreß in Wien und Lunz in der für ihn typischen, temperamentvollen Art seine Geräte vorführte. Sein Werk aber war allen jenen schon längst bekannt, deren Arbeitsgebiet mit den Strahlungsverhältnissen in den Binnengewässern zu tun hatte.

Seine bedeutenden wissenschaftlichen Leistungen verdankte der 1899 in Wien geborene F. SAUBERER neben seiner Begabung und Vitalität besonders dem Umstand, daß sich in ihm Forschergeist mit praktischem Blick und manueller Geschicklichkeit verband. Wenn er ein Problem als solches erkannt hatte, zeichneten sich ihm auch schon die methodischen Maßnahmen ab, und seine geschickten Mechanikerhände setzten den Entwurf sogleich in das entsprechende Gerät um, dessen Leistungsgrenzen und Fehlerquellen er daher auch richtig einzuschätzen und gegebenenfalls zu verbessern wußte. Denn SAUBERER war Werkstättenmechaniker gewesen, ehe er sich seinen Aufstieg zum Studium der Physik und Meteorologie und zum Doktorgrad an der Universität Wien (1936) erkämpft hatte. Im selben Jahre noch kam er an die Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik in Wien, wo er nach dem letzten Krieg die Abteilung für Bioklimatologie schuf und die Zeitschrift „Wetter und Leben" begründete, in der später auch kleinere limnologische Arbeiten erschienen sind.

Mit der Limnologie kam SAUBERER schon durch die Arbeit an seiner Dissertation über Fragen der Strahlungsbilanz in Berührung. Unter seinen 94 Publikationen nehmen limnologische Untersuchungen über spektrale Durchlässigkeit und Transparenz vieler Gewässer Österreichs einen beachtlichen Raum ein. Insbesondere ist das mit RUTTNER gemeinsam veröffentlichte Buch „Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer" (1941) bekannt geworden. In den letzten Jahren war SAUBERER an dem Lunzer Symposion für Strahlungsmessung unter Wasser und an der Redaktion der daselbst beschlossenen „Empfehlungen" maßgeblich tätig.

Die Biologische Station Lunz verlor mit SAUBERER einen ihrer besten und ältesten Mitarbeiter, aber auch einen liebenswerten Freund, dessen fanatische Hingabe an die Wissenschaft weder seinen menschlich-gemütvollen Eigenschaften noch auch seinem erfreulichen Humor Abbruch zu tun vermochte. Wir werden ihm ein treues Gedenken bewahren.

FINDENEGG

Int. Revue ges. Hydrobiol. | 45 | 2 | 1960 | 175—196

Alison Kay

University of Hawaii, Honolulu, Hawaii

THE FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF *CYPRAEA CAPUTSERPENTIS* L. AND AN INTERPRETATION OF THE RELATIONSHIPS AMONG THE CYPRAEACEA

Contents

I. Introduction 175
II. Functional Morphology of *Cypraea caputserpentis* L. 176
1. Material and Methods 176
2. Habitat 176
3. Foot and Mantle 176
4. Feeding Habits and Digestive System 177
a) Buccal Region 177
b) Esophagus 179
c) Stomach and Intestine 181
d) Digestive Gland 184
5. Reproductive System 185
a) The Male 185
b) The Female 187
6. Egg Deposition and Development 189
III. An Interpretation of Relationships among the Cypraeacea 191
IV. Summary 194
V. References 195

I. INTRODUCTION

The Cypraeacea are generally regarded as carnivorous gastropods which feed on sessile unicates and coelenterates (Vayssière 1923, 1927; Graham 1954). The anatomy and mode of fe of the Triviinae (*Trivia* and *Erato*) and Amphiperasiinae (*Simnia*) of British waters have een well described by Graham (1949, 1954) and Fretter (1946, 1951), and the life history by ebour (1932, 1933a, 1933b, 1935). The biology and anatomy of the Cypraeinae (*Cypraea*), e majority of which occur in tropical waters are less well known. A recent reference to the ology of *Cypraea* describing some species as primary herbivores on coral reefs of the Pacific)dum 1955) is in contrast to earlier descriptions of the Cypraeinae as carnivores feeding on rals and sponges (Vayssière 1923, 1927; Rau 1934). Apart from the comprehensive de-riptions of the nervous system by Bouvier (1887) and Riese (1931), which include descriptions the diffuse pedal nerve cords, accounts of the anatomy are fragmentary and suggest some zzling features from the standpoint of functional morphology. The anterior portion of the gestive system includes a crop or "jabot" (Amaudrut 1898, Risbec 1937), and an open seminal

groove has been described in the reproductive system of the males (RAU 1934). Consideration of the occurrence of these apparently archaic features in one subfamily of a group usually regarded as specialized among mesogastropods has been the stimulus for a detailed study of one species of the Cypraeinae, *Cypraea caputserpentis* L., and the relationships of the Cypraeinae to the members of the Cypraeacea are discussed in light of this investigation.

The names used are those of THIELE (1931) with the exception that all species of the Cypraeina are referred to the genus *Cypraea*.

II. FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF *CYRAEA CAPUTSERPENTIS* L.

1. Material and Methods

Specimens of *C. caputserpentis* were collected in the Hawaiian Islands and dissected both alive and after preservation. Fixatives for histological preparations included BOUIN'S and ZENKER'S fluids and FLEMMING-without-acetic. Although BOUIN'S fluid was satisfactory for gross structure and most cellular detail, FLEMMING-without-acetic appeared to be a better fixative in general as tissues were less subject to distortion and details of glandular tissue were more concise when fixed in it. Paraffin sections were cut at eight and ten microns and stained with Mallory (Pantin technique), Heidenhain's iron haematoxylin (counterstained with eosin and fast green), and van Gieson's picro-fuchsin.

2. Habitat

C. caputserpentis is a widely distributed Indo-Pacific species, occurring from the East Coast of Africa to Hawaii. Its occurrence in general is associated with coral reefs. In Hawaii *C. caputserpentis* is eurytopic, occurring in areas where there is a hard substrate and sand studded with loose rocks and coral and a more or less luxuriant algal growth, from the low tide zone seaward to a depth of three meters. *C. caputserpentis* is nocturnal. During the day the animals are concealed under rocks and coral and in crevices where they may be distinguished by their highly polished brown and white shells. After dark the animals become active, crawling about in tidepools or on turf-covered benches covered by several inches of water.

3. Foot and Mantle

The mantle which covers the shell when the animals are active is olive-brown with green and yellow splashes visible in the ground color. Papillae projecting from the mantle are of two types: those nearest the foot are conical and those which are medial are dendritic. Most of the papillae are tipped with red. The siphon which protrudes from the anterior aperture of the shell is formed by a fan-like extension of the mantle, and is fringed with a single row of evenly spaced, short, conical projections. The proboscis projects anteriorly below the siphon, with the tentacles lateral to it. Well-developed eyes are located on lateral extensions at the base of the tentacles. The foot is dorso-laterally extensible and is slightly darker in color than the mantle. The sole is light gray, oval, bluntly rounded anteriorly and tapered posteriorly. A shallow groove channels the anterior end.

The glandular equipment of the foot appears to be associated with the dorsal epithelium only (fig. 1, *DEP*) and is similar in both males and females. A series of pores (*P*) on the dorso-lateral surfaces discharge strings of mucus when the animal is disturbed. The glands (*DG*) are simple acinous arrangements lying below the sparsely ciliated columnar cells of the dorsal epithelium. Secreting cells line the lumina and communicate with the exterior by the pores (*P*) which protrude between the epithelial cells. The nuclei of the secreting cells are excentric, lying

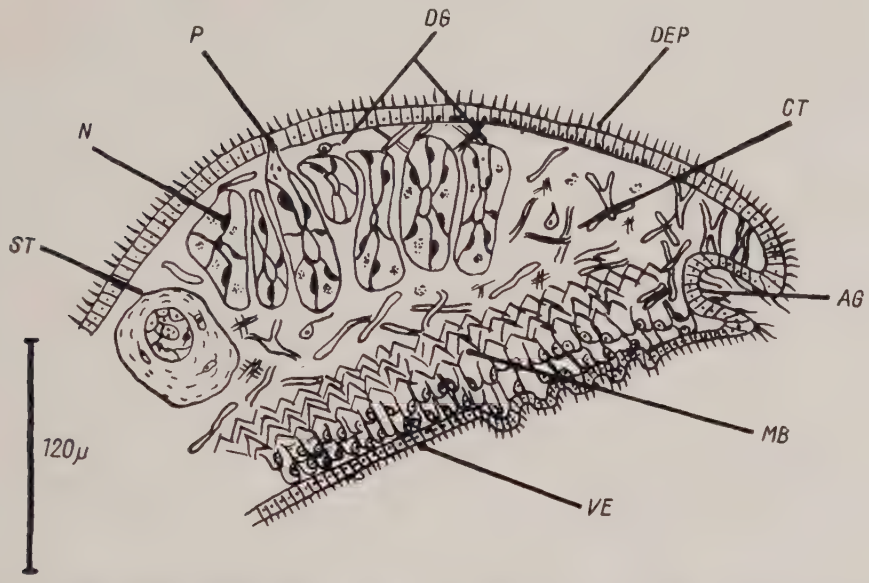


Fig. 1. *Cypraea caputserpentis*. Sagittal section through the foot showing the anterior channel and the pedal glands (from preparations with Zenker's fluid and eosin). *AG* anterior channel; *CT* connective tissue; *DEP* dorsal epithelium; *DG* dorsal glands; *MB* muscle bundles; *N* nucleus; *P* pores; *ST* otoliths; *VE* ventral epithelium.

against the cell membrane. No glandular cells appear to be associated with the anterior channel (*AG*), the epithelium of which consists of regular tall columnar cells bearing long cilia which beat toward the lateral edges of the groove. Below the dorsal glands connective tissue (*CT*) predominates, lightly staining fibers directed more or less ventrally and interspersed with a few spindleshaped muscle fibers. A layer of regularly arranged compact muscle bundles (*MB*) lies near the ventral epithelium (*VE*), which bears a brush-like ciliary border. Throughout the lenght of the foot the ganglia of the pedal nerve cords are visible toward the medial aspect. Closely associated with the ganglia are otoliths (*ST*), hollow vesicles containing two or three excentric, amorphous concretions. The vesicles are lined by ciliated epithelial cells.

The mantle cavity is that of a typical prosobranch, accomodating the ctenidium, osphradium, hypobranchial gland, pallial genital ducts, and, in the male, a large non-invaginable penis. The single, elongate, curved left ctenidium is attached to the roof of the mantle cavity for some two-thirds of its length, and encloses a trifid osphradium within its curvature. The large hypobranchial gland covers the posterior portion of the pallial roof between the ctenidium and rectum, its glandular epithelium folded with large pleats which are oriented dorso-ventrally.

4. Feeding Habits and Digestive System

a) Buccal Region

C. caputserpentis browses continuously over the substrate, rasping off fragments of algae and sponge, and incidentally procuring small crustacea, larval molluscs, and sand grains.

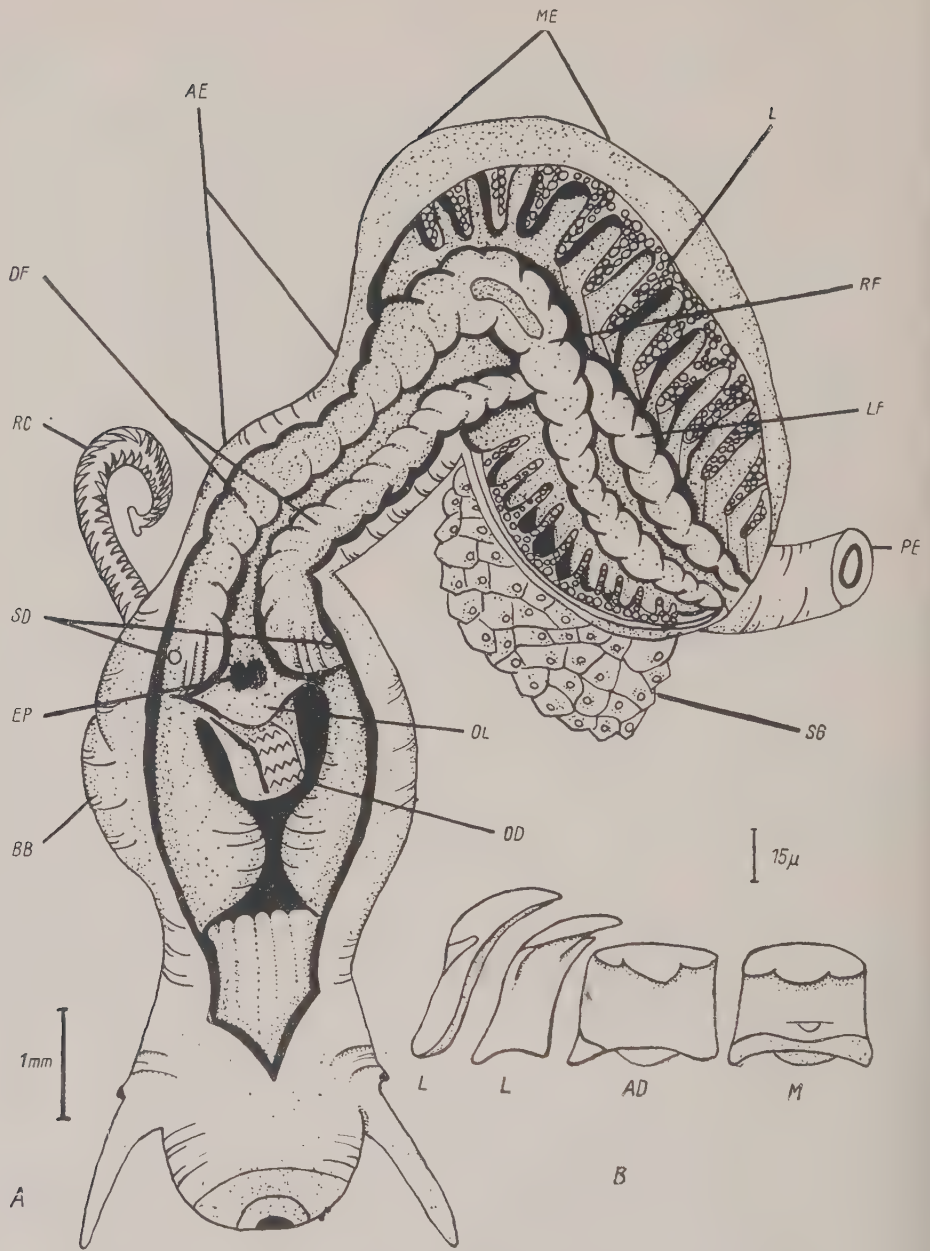


Fig. 2. *Cypraea caputserpentis*. *A* Proboscis, buccal mass, and esophagus opened by a dorsal incision; the odontophore pulled back to show the walls of the buccal cavity, the anterior esophagus straightened, and the salivary glands pulled laterally. *AE* anterior esophagus; *BB* buccal bulb; *DF* dorsal folds; *EP* esophageal pockets; *L* lamellae; *LF* left fold; *ME* mid-esophagus; *OD* odontophore; *OL* odontophoral lappet; *PE* posterior esophagus; *RC* radular caecum; *RF* right fold; *SD* ducts of salivary glands; *SG* salivary glands. B Half row of radular teeth. *L* laterals; *AD* admedians; *M* median.

The mouth lies at the summit of a short pleurembolic proboscis which is continuous posteriorly with the buccal bulb (fig. 2A, *BB*). The latter structure occupies the haemocoele of the head and inserted into it are the extensor and retractor muscles of the odontophore. The odontophore (*OD*), which bears the radular ribbon, covers the floor of the buccal cavity, the walls of which are smooth, projecting medially so that the cavity itself is a vertical cleft. Above the odontophore the food channel is a dorso-ventrally depressed duct bordered by a pair of folds (*DF*) which are macroscopically divided by longitudinal grooves and histologically lined by a ciliated columnar epithelium with occasional gland cells. The dorsal surface is composed of an epithelium of columnar cells bearing a mucous border. A triangular lappet (*OL*) originating laterally from the walls of the buccal cavity extends across the odontophore separating the radular caecum from the food channel and marking the posterior border of the buccal cavity. The ducts of the salivary glands (*SD*) open on either side of the odontophore.

The radula (fig. 2B) is of general taenioglossan arrangement with seven teeth in each row. The laterals (*L*) are concave blades, the inner wider than the outer and distinguished by a strong basal protrusion. The admedians (*AD*) and median (*M*) are tricuspid, small lateral cusps flanking the central cusp. That the individual teeth are not specialized in function is suggested both by the nature of the food and by observation of feeding tracks which indicate that the teeth are all simply raking and scraping tools.

b) Esophagus

Extending posteriorly from the buccal cavity, the anterior esophagus (fig. 2A, *AE*) curves sharply to the left and the esophagus and stomach lie to the left of the mid-line of the body. The folds of the food channel continue through the anterior esophagus, the folds dividing the lumen into dorsal and ventral chambers. Posteriorly the dorsal folds diminish in height and gradually shift toward the ventral floor, resulting in the disappearance of the ventral channel in the region of the nerve ring. The histology of the anterior esophagus is similar at first to that in the buccal cavity, but the columnar cells are gradually succeeded by cells which although ciliated are somewhat goblet-shaped and appear empty except for some conspicuous yellow granules in the basal portion when stained with Mallory (fig. 3A). The ventral channel is distinguished in its anterior portion by a pair of shallow depressions (fig. 2A, *EP*) immediately posterior to the odontophoral lappet. The depressions are histologically distinct from the other portions of the anterior esophagus, consisting of closely packed columnar cells with a homogeneous cytoplasm (fig. 3B). The nuclei stain red with Mallory and are located centrally in the basal portion of the cells. These depressions are variously developed in other species of *Cypraea*, forming long diverticula in *C. cinerea* Gmelin and *C. cervus* L. The single diverticulum illustrated by Amaudrut (1898) in *C. arabica* L. has not been noted in any species (including *C. arabica*) thus far examined.

Posterior to the nerve ring the esophagus expands into what has been termed the "jabot" or crop (Malard 1887; Vayssière 1923, 1927; Risbec 1937, 1955). This is a pyriform structure (fig. 2A, *ME*) over which lie the lobed salivary glands (*SG*). The food channel is similar to that in the anterior esophagus except that the morphologically right and left walls have exchanged places, the right wall crossing over the left and becoming the topographically left wall in the region of the nerve ring (*RF*, *LF*). Numerous ventrally projecting lamellae (*L*)

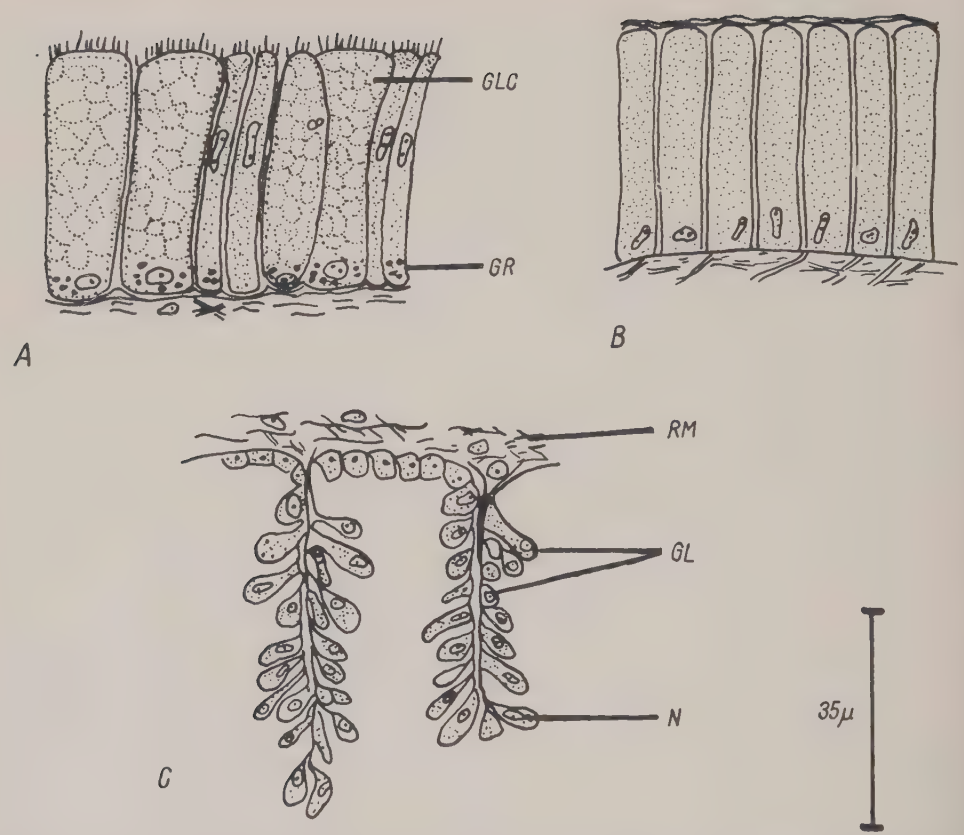


Fig. 3. *Cypraea caputserpentis*. A Epithelium of anterior region of the esophagus (BOUIN'S and MALLORY). *GLC* goblet-shaped cells; *GR* granules. B Epithelium of pockets of anterior esophagus (BOUIN'S and MALLORY). C Cells of lamellae of mid-esophagus (BOUIN'S and MALLORY). *GL* gland cells; *N* nucleus; *RM* radial muscle fibers.

hang over the food channel, the lamellae consisting of clusters of two or three glandular cells (fig. 3C). The cells are attached to a basement membrane which extends through the mid-line of the projections. The wall of the pouch is thin, composed of two or three layers of flat, irregular cells between which muscle fibers are interspersed.

In all examined specimens of *C. caputserpentis* the dilated mid-esophagus is relatively the same size and shape. It is not extensible, and there was no accumulation of food in the pouch of animals collected while feeding. Food is conducted through the mid-esophagus entwined in a mucous string which is confined to the food channel, the only area where ciliary currents were noted. Since the term "crop" or "jabot" implies a structure which accumulates food, and since this region is that portion of the esophagus immediately posterior to the area involved in torsion, the structure is more appropriately termed the mid-esophagus.

The posterior esophagus (fig. 2A, *PE*) is a simple conducting tube opening into the stomach. The histological picture is constant, consisting of tightly packed

columnar epithelial cells surrounded by a well-developed layer of circular muscles. There are four prominent folds, two of which are continuations of the food channel, and two of which are formed by variations in thickness of the underlying connective tissue.

The salivary glands form a white lobulated mass lying over the mid-esophagus (*SG*). Although the mass cannot be differentiated into separate glands, two long, narrow, ciliated ducts extend from the mass through the walls of the anterior esophagus and buccal bulb and open into the buccal cavity. The glandular mass is composed of a single type of secretory cell which stains blue with Mallory. The ducts, which are equally well developed, are lined by a simple, ciliated cuboidal epithelium.

c) Stomach and Intestine

The stomach is a U-shaped structure (fig. 4A), the base of which lies ventral to the left border of the visceral mass. The esophagus opens into the left limb anteriorly, and the intestine leaves the right limb near the mid-line of the body. At the internal surface of the base of the U, between the closely attached limbs, an elongate caecum (*C*) forms a ventral projection deeply embedded in the digestive gland. Internally the walls of the left limb or anterior section are longitudinally ridged and grooved (*AS*), the ridges and grooves terminating over a transverse fold (*EF*) on the internal edge of which is an aperture of the digestive gland (*EDA*). The base of the U is a rounded chamber (*CS*) divided by three prominent folds which are oriented to the right toward the caecum (*C*), and between which are fine ridges and grooves which also converge toward the caecum. The right limb is a spacious tube (*CA*) along the floor of which the major typhlosole (*T1*) and the intestinal groove (*IG*) extend, both rising from the caecum. At the intestinal end of the stomach the major typhlosole and intestinal groove are bent sharply to the left, and the small minor typhlosole (*T 2*) appears on the right. Both typhlosoles terminate at the mouth of the intestine, the intestinal groove continuing into the intestine. The walls and roof of the right limb are thrown into a few indefinite folds.

The caecum (fig. 4B, 4C) is a narrow chamber, the floor formed by the major typhlosole (*Tl*) and intestinal groove, the right wall and ceiling by a series of transversely projecting finger-like structures (*CS*) which are continuations of the ridged and grooved area above the caecum, and the left wall consisting of a groove. An aperture of the digestive gland (*CDA*) opens into the lumen at the distal end of the caecum. The groove of the left wall (fig. 4B, *EG*) is histologically distinct from the other portions, the cells staining light yellow with Mallory and containing a granular cytoplasm. The region resembles the efferent groove described by Morton (1955b) in *Lunella*.

Histologically the stomach proper may be divided into two regions: a ciliated region which is limited to the ridges and grooves of the anterior section and the basal chamber, and a cuticular region which lines the distal section. The ciliated area consists of cells which vary from 80 μ in height in the ridges to 30 μ in the grooves. The cilia are well developed, dense clusters of fibrillae present in the proximal portion of the cells. In the cuticular region the cuticle is thin (2—3 μ) and stains blue with Mallory. It is attached to the distal ends of the cells by a layer of fine projections resembling cilia.

The proximal portion of the intestine is distinguished histologically from the stomach by a region of epithelial cells which bear a prominent ciliary border.

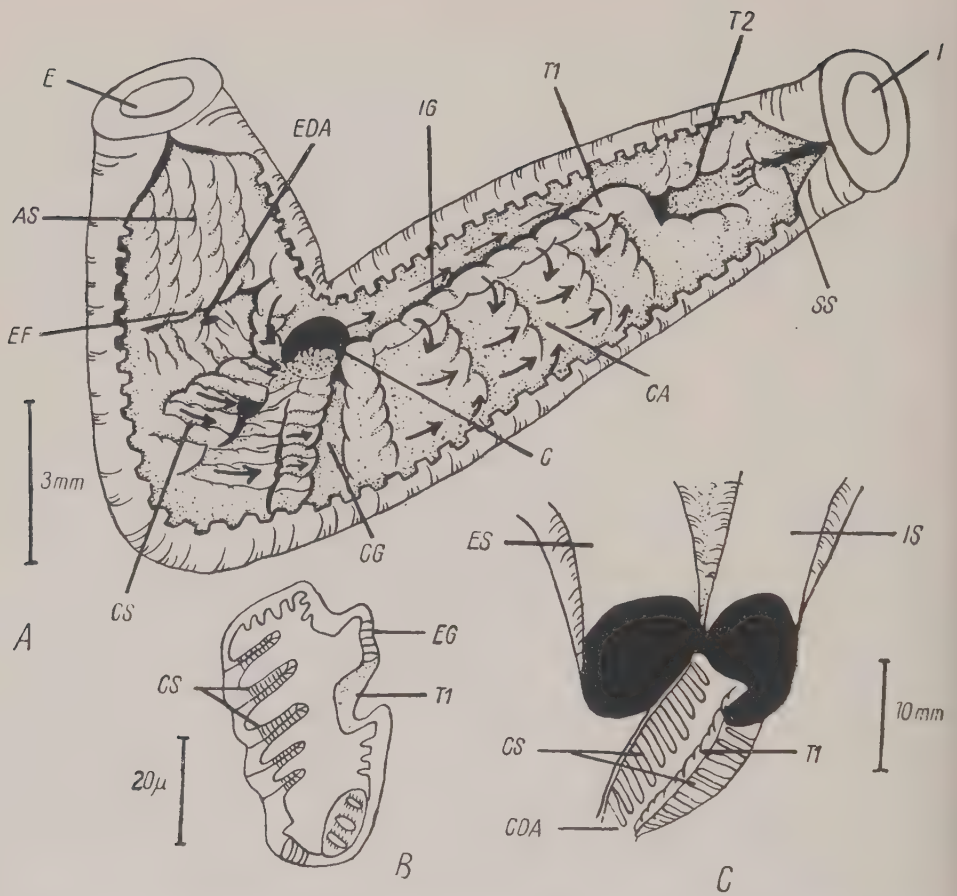


Fig. 4. *Cypraea caputserpentis*. A The stomach opened by a dorsal incision; the esophageal and intestinal ends have been separated. The arrows indicate direction of the ciliary currents. *AS* ridges and grooves of anterior section; *C* caecum; *CA* cuticular area; *CG* channel to caecum; *CS* basal chamber or ciliary sorting area; *E* esophagus; *EDA* aperture of digestive gland; *EF* esophageal fold; *I* intestine; *IG* intestinal groove; *SS* style sac; *T1* major typhlosole; *T 2* minor typhlosole. B Diagrammatic section through caecum. *EG* efferent groove; other labels as above. C Diagrammatic view of the relationships of stomach and caecum. *ES* esophageal end of stomach; *IS* intestinal end of stomach; other labels as above.

The lumen of this portion (fig. 4 A, *SS*) of the intestine is filled with a compacted faecal mucous rod. Both the distinctive histology and the faecal rod indicate that this region is homologous with the style sac of those molluscs with a crystalline style, the mucous rod or protostyle in *C. caputserpentis* occupying only the proximal portion of the intestine.

Stomach function in *C. caputserpentis* primarily involves the movement of mucous-entangled threads of food material through the caecum and the stomach proper. Material entering the stomach is entangled in a mucous string which spirals out of the esophagus and into the anterior ridged and grooved section of the stomach. Ciliary currents here and in the rounded basal chamber are directed

dorsally and posteriorly, except for currents over the area of the anterior section which projecst over the caecum where the currents are directed toward the caecum. As the food string spirals out of the anterior section it divides, a large portion joining the bulky mass of material which fills the chamber of the cuticular section above the intestinal groove and major typhlosole, and a smaller portion moving into the caecum. Topographically and histologically the ridges and grooves of the anterior section and the basal chamber resemble the area described and interpreted as a ciliary sorting area in other prosobranchs. However, a mucus-entangled mass, such as that which emerges from the esophagus of *C. caputserpentis* would not appear to lend itself to a simple mechanical sorting process. Carmine particles introduced into dissected stomachs from which the contents had been removed move in one direction only through the anterior section and basal chamber, toward the distal cuticular region. However, the portion of the ciliated region above the caecum apparently can function as a mechanical sorting device, for when carmine particles are introduced here, the largest particles are immediately rejected and directed into the distal cuticular section. That some sorting does occur is also suggested by the fact that material in the caecum is limited for the most part to particles of microscopical algal origin (although some large particles do occur), and larger particles such as small crustaceans, sponge fragments, and sand grains are confined to the cuticular section.

Within the caecum the mucous food string is passed across the tips of the projections and accumulates near the aperture of the digestive gland, although no particles were actually observed entering the aperture. Two mucous threads are spiralled out of the caecum, one which is carried up the groove of the left wall, joining the material spiralling through the cuticular section of the stomach, and the second (which frequently contains particles resembling those in the absorptive cells of the digestive gland) moving up the intestinal groove to which it is confined during its passage through the stomach. The mucus-entangled mass which moves by clockwise rotation through the cuticular section and the mucous string within the intestinal groove are continuous with the protostyle in the proximal portion of the intestine, and are here consolidated as faecal material. The two strings of waste material are recognizable in both the consolidated faecal mass and the pellets which are finally discharged.

The protostyle in *C. caputserpentis* appears to function only in aiding in the mixing of the stomach contents and in the consolidation of faecal material. While these functions do not include another possible function suggested by Morton (1952), that of providing the chief source of movement within the stomach by drawing the food-string from the esophagus and sweeping particles across the ciliary sorting area, the apparent functions of the protostyle in *C. caputserpentis* are in agreement with Owen's (1959) observations on the functions of the protostyle in *Scutus*, and are also compatible with Owen's (1959) more limited definition of the protostyle as that structure occurring in the proximal portion of the intestine.

The intestine (fig. 4A, *I*) is a uniform tube 50 μ in diameter, extending from the stomach to an anal papilla which lies beneath the mantle on the right side of the body. Except for the proximal portion, the intestine is lined by a sparsely ciliated epithelium which is thrown into folds by variations in the thickness of the underlying connective tissue. A layer of circular muscles similar to that in the posterior esophagus surrounds the intestine. The faecal pellets are ejected through the posterior aperture of the shell.

d) Digestive Gland

The digestive gland is an olive-brown mass which surrounds the stomach and ventral portion of the intestine. It is not obviously divisible into separate lobes. The ducts are lined by a regular columnar epithelium of cells which may be 20 μ in height, and of which many are ciliated. The cytoplasm of these cells is fairly homogeneous but stains deeply with both Mallory and Heidenhain's iron haematoxylin. Numerous phagocytes occur, intercalated between the epithelial cells, in the lumen, and in the connective tissue surrounding the ducts. The ducts branch into smaller ductules with similar histology and end in the clusters of the digestive lobules.

The lobules of the digestive gland (fig. 5A) are about 100 μ in diameter, and consist of two distinct types of cells corresponding to those which have been described as "digestive" or "absorptive" and "excretory" in other prosobranchs. The "absorptive" cells (*AC*) are the most numerous, 20—30 μ in height, and stain lightly blue or green with Mallory. These cells contain small granules (*G*) which are approximately 3 μ in diameter. Small, darkly staining basal nuclei (*N*) are present. The free surface, which appears to be intact at all times, is convex or irregular in outline. Apparently no cilia are present. Phagocytes (*P*) frequently occur between the absorptive cells and in the lumina of the lobules. The excretory cells (*EC*) are pyramidal in shape and distinguished by yellow or black granules (Mallory) and small nuclei are pressed against the base of the cell. The excretory cells are arranged in crypts which are not always in contact with the lumina of the lobules, but are frequently squeezed between the larger absorptive cells. The

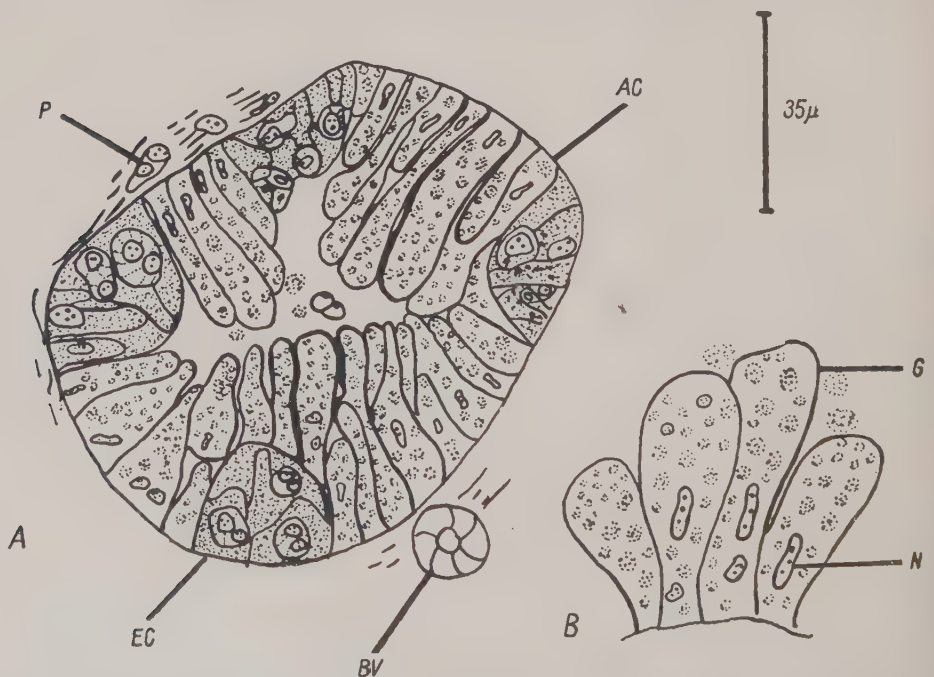


Fig. 5. *Cypraea caputserpentis*. A Lobule of digestive gland. *AC* absorptive cells; *BV* blood vessel; *EC* excretory cells; *P* phagocytes. B Absorptive cells of digestive gland. *G* granules; *N* nucleus. (Fixed in FLEMMING-without-acetic and stained with eosin.)

granular contents of the excretory cells, however, are present both in the lumina and in the connective tissue between the lobules of the digestive gland.

Digestion in *C. caputserpentis* appears to be largely extracellular. None of the absorptive cells of the digestive gland show any evidence of the ingestion of solid particles. Phagocytosis appears to be limited to wandering cells within the digestive gland. Carbon particles coated with egg white were ingested by phagocytic cells, appearing within the cells surrounded by large vacuoles. Enzymes produced by the digestive gland include an amylase, a protease, and a lipase. Comparison of the amylase and protease with those produced by a known carnivore, *Conus abbreviatus* REEVE (Table 1) shows a strong amylase and a weak protease, which suggest that the food is largely plant material.

Table 1

Enzymes of the digestive glands of *Cypraea* and *Conus*

(1) Amylase: Hydrolysis of 2% Starch Solution

Extracts of digestive gland of a strength of 10% incubated for three hours with 20 cc starch solution, 1% NaCl, 3 cc buffer (6.8).

Titration with sodium thiosulfate (Schoorl's method).

	Cypraea caputserpentis	*Conus abbreviatus*
cc Thiosulfate	7.3	23.0
cc Thiosulfate (control)	28.0	28.0
mg glucose/10 cc	70.0	15.1

(2) Protease: Gelatin Film Substrate

	Cypraea caputserpentis	*Conus abbreviatus*	
Time	12 hrs.	3 hrs.	15 hrs.
pH 2.1	—	+	+
pH 5.6	+	—	+
pH 8.0	—	—	+

(3) Protease: Casein Substrate — Formol Titration

	Cypraea	Control	*Conus*	Control
pH 2.1	—	—	1.1 cc NaOH	—
pH 5.6	1.2 cc NaOH	—	1.6 cc NaOH	—
pH 8.0	0.5 cc NaOH	—	2.0 cc NaOH	—

5. Reproductive System

The sexes are separate in *C. caputserpentis*, and it is only by identification of the genitalia that the sex can be determined. Pedal glands are not characteristic of the females as they are in *Trivia* (FRETTER 1946).

a) The Male

Fig. 6A shows the features of the male genitalia. The genital ducts leave the gonad and pass anteriorly and laterally into the region of the pericardium and kidney aperture (*H. K.*). The proximal portion or seminal vesicle (*SV*) is deeply coiled and distended with sperm throughout the year. The epithelium is ciliated

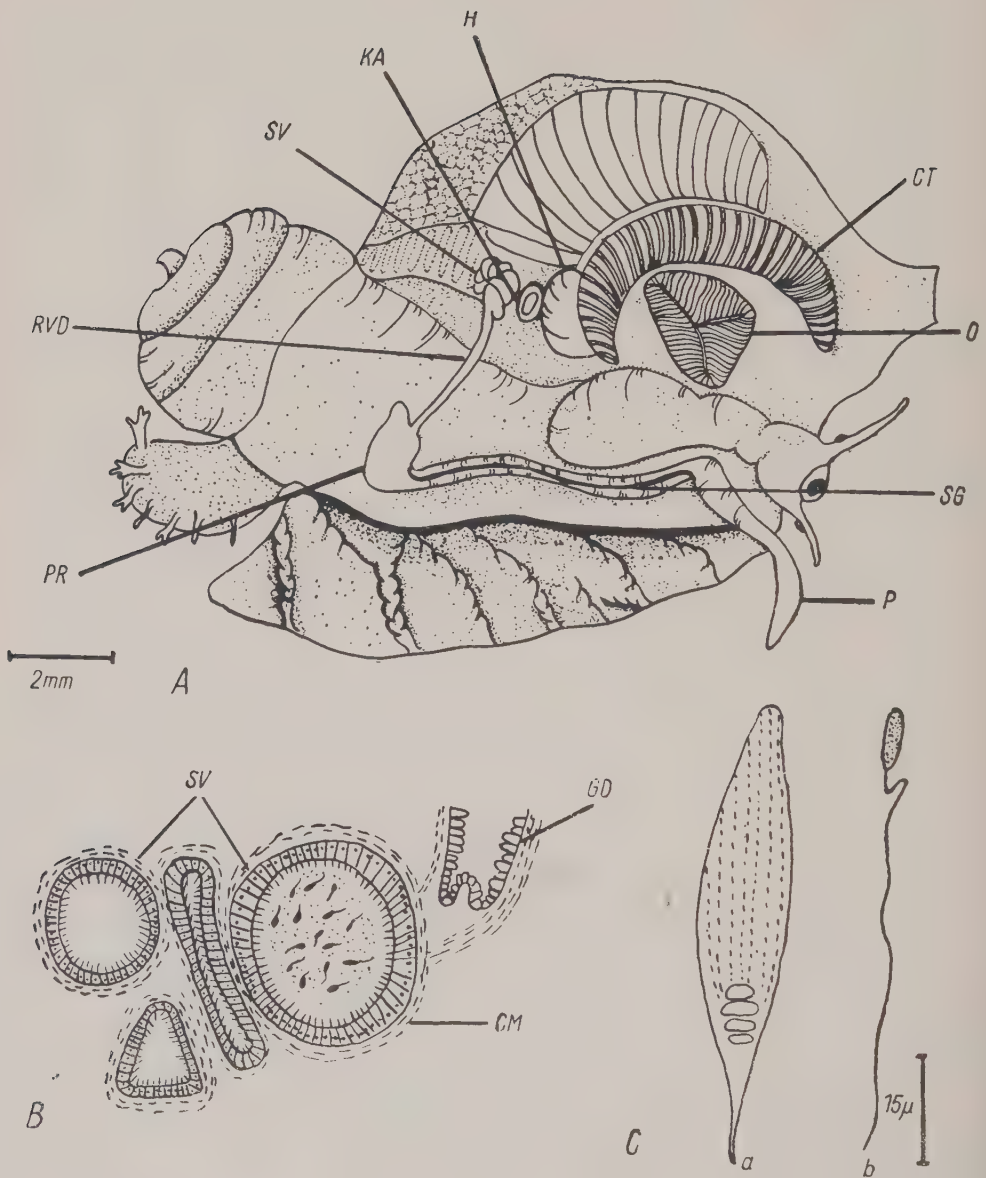


Fig. 6. *Cypraea caputserpentis*. A Male dissected to display the genital ducts. The mantle cavity has been opened from the right side and the mantle and pallial organs turned back. *CT* ctenidium; *H* heart; *KA* kidney aperture; *O* osphradium; *P* penis; *PR* prostate; *RVD* renal vas deferens; *SG* seminal groove; *SV* seminal vesicle. B Transverse section through the coils of the seminal vesicle showing the relationships of the gonopericardial duct. *CM* circular muscles; *GD* gonopericardial duct; *SV* seminal vesicle. C *a* oligopyrene sperm; *b* eupyrene sperm.

and columnar, an irregular basal nucleus with a prominent nucleolus present. A prominent layer of circular muscles is present around the basement membrane of the epithelium. The seminal vesicle merges into the renal vas deferens (*RVD*) characterized by sparsely ciliated cuboidal cells with a vacuolated cytoplasm. Numerous yellow granules are present in the lumen of the vas deferens, around which the sperm are clustered. Near the junction of the seminal vesicle and the renal vas deferens a short strand of tissue extends between the genital duct and the pericardium (fig. 6B, *GD*). Histologically the tissue consists of an outer muscular layer and an inner diverticulum of cells similar to those lining the renal vas deferens. This tissue has been interpreted as the remnant of the gonopericardial duct, similar to that described by LINKE (1933, fide FRETTER, 1941) in *Littorina*. The diverticulum is not in communication with the vas deferens but parallels it for a short distance. Muscular tissue surrounding the diverticulum is similar to that surrounding the vas deferens. The vas deferens enters the thin-walled, bilobed, glandular prostate (fig. 6A, *PR*) postero-laterally. The prostate is completely closed off from the mantle cavity, its walls thickened by a profuse development of gland cells which lie beneath a ciliated epithelium. The gland cells are clumped in oval clusters, the ducts from each cluster running parallel to one another and opening into the lumen between the epithelial cells. The gland cells have rounded basal nuclei which stain lightly with Mallory.

The seminal groove (*SG*) arises from the prostate and forms a deep channel along the right body wall. The edges of the groove are wide enough so that they could form a functionally closed tube. The longitudinal folds of the epithelium are due to differences in height of the columnar ciliated cells of which it is composed. Beneath the basement membrane there is a layer of circular muscles which separate the groove from the body wall. The seminal groove runs up the ventral surface of the penis (*P*), a large tapering structure which is slightly flattened laterally. The penis is a complex muscular structure with dense arrangements of oblique, circular, and longitudinal muscles interspersed with blood spaces.

The testis produces both eupyrene and oligopyrene sperm which have previously been described by BROCK (1887). Both types occur in the lumina of the tubules. The eupyrene sperm (fig. 6C, *b*) possess a short, broad head 3 μ in diameter and a long tail piece. They reach a length of 30—40 μ. The vermiform oligopyrene sperm (fig. 6C, *a*) are 40—60 μ in length, and 10 μ in diameter at their widest portion. These sperm consist of a large cylindrical portion with longitudinal fibrillae and a core of granules in the basal region, and a short tail piece.

b) The Female

The ovary spreads through the visceral mass anteriorly from the tip of the spire, one portion parallel to the posterior esophagus, and the second, larger portion forming most of the third visceral whorl. Fig. 7C shows a dissection of the female genital ducts. The short, thin-walled renal oviduct (*RO*) leaves the gonad near the kidney aperture and runs anteriorly and ventrally on the right side of the visceral mass. It joins the glandular pallial oviduct which extends over the terminal portion of the columellar muscle. The pallial oviduct is comprised of the capsule gland (*RLC*, *LLC*) which receives the renal oviduct, the albumen gland (*AG*) lying at the junction between the renal oviduct and the capsule gland, and the capsule duct (*CD*) which opens into the vagina (*V*). Dorsally a short duct from the albumen gland opens into a diverticulated sac, the seminal receptacle (*SR*), which lies over the albumen gland and the posterior portion of the capsule gland.

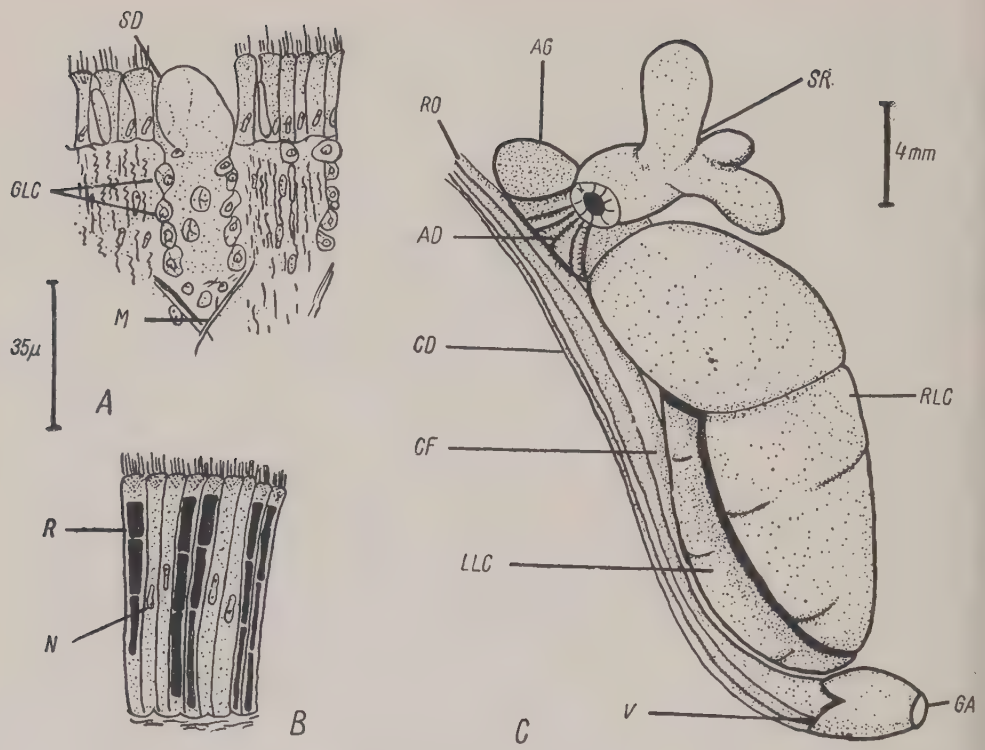


Fig. 7. *Cypraea caputserpentis*. A Cells of the capsule gland (from preparations with BOUIN's fluid and MALLORY). *GLC* gland cells; *M* muscle fibers; *SD* secretion from gland cells. B Cells of albumen gland (from preparations with BOUIN's fluid and MALLORY). *N* nucleus; *R* rods in cells. C Female genitalia from the right; the wall of the albumen gland has been dissected away to show the duct leading into the seminal receptacle, the capsule duct opened, and the lobes of the capsule gland separated. *AD* duct leading to seminal receptacle; *AG* albumen gland; *CD* capsule duct; *CF* fold; *GA* genital aperture; *LLC* left lobe of capsule gland; *RLC* right lobe of capsule gland; *RO* renal oviduct; *SR* seminal receptacle; *V* vagina.

The ovarian duct is ciliated, the epithelium resembling that of the ovary itself. The cells stain green with Mallory. The glandular lining of the ovarian duct is replaced by a ciliated columnar epithelium in the renal oviduct, variations in thickness of the underlying connective tissue resulting in several folds along the walls. The duct is surrounded by a coat of longitudinal and circular muscles. A vestige of the gonopericardial duct with an epithelium similar to that of the renal oviduct is present, terminating as the oviduct enters the capsule gland.

The albumen gland is an elongate bilobed structure with a ciliated columnar epithelium lining the lumen. The walls are thickened by subepithelial gland cells which are filled with regularly shaped rods (fig. 7 B, *R*) staining deeply with Heidenhain's iron haematoxylin and Mallory. Within the lumen both eupyrene and oligopyrene sperm are present, embedded without orientation in a thick mucous string. The epithelium of both the duct leading from the albumen gland into the seminal receptacle and the receptacle is ciliated. Within the seminal

receptacle the sperm are oriented with the heads buried in the distal cytoplasm of the epithelial cells, the tails projecting toward the lumen.

The capsule gland is an opaque white or yellow mass divided into right and left lobes which attain a thickness of 1.5—2 mm. The lobes are composed of several distinct glandular areas indicated macroscopically by color differences and histologically by differences in cell structure and staining properties. Gland cells arranged in clusters running parallel to one another and opening between the ciliated epithelial cells into the lumen form the major portion of the gland (fig. 7A). The cells are interspersed with muscle fibers (*M*) and connective tissue. The gland cells (*GLC*) are small (6 μ), roughly cuboidal, and stain lightly with both Mallory and Heidenhain's iron haematoxylin. A layer of more deeply staining gland cells at the lateral edge of the right lobe of the gland makes this lobe thicker than the left. In the ventral portion of the left lobe the gland cells are larger than those of the other portions, and stain light blue with Mallory. The lumen is lined by a regular ciliated epithelium. Ciliary currents are in the direction of the genital aperture.

The lobes of the capsule gland are joined anteriorly by a thin suture and posteriorly by a wall continuous with the capsule duct but separate from it by a narrow fold (fig. 7C, *CF*). This fold divides the oviduct into a narrow channel adjacent to the capsule gland and a wider channel laterally. Both fold and duct are lined by a ciliated columnar epithelium, the cilia of which beat toward the albumen gland and seminal receptacle. The capsule duct leads into a vestibule which is lined by a deeply staining epithelium and which is surrounded by a thick layer of circular muscles. The vagina proper is anterior to the vestibule, distinguished by deeply folded walls.

Although copulation was not observed, it is inferred from the structure of the genitalia that the penis is inserted into the genital aperture and extends at least some distance into the capsule duct. Accomodation of the penis in the capsule duct may be accomplished by compression of the lumen of the capsule gland, the muscles present in the gland permitting compression and expansion of the structure. The fold which partially divides the capsule duct from the gland would function in closing off the gland as the penis is inserted. More sperm are ejected during copulation than are utilized in fertilization of eggs deposited at one time, and these sperm are accumulated in the seminal receptacle. Sperm remain active in the receptacle for at least eleven days following copulation.

6. Egg Deposition and Development

Observations on the mode of deposition of the egg capsules were made possible when one specimen deposited eggs on the glass wall of a salt water aquarium. Approximately 48 hours before the appearance of the egg capsules, the female took up a position on the wall of the aquarium. During the entire period of egg deposition the shell was covered by the mantle. While remaining in the area circumscribed by her foot, the animal constantly circled over the substrate, displaying continuous radular activity against the glass wall. During this period of activity the usual oval shape of the foot gradually changed to a quadrangular shape, and the posterior portion divided so that a shallow groove (fig. 8A, *GR*) channeled the surface of the foot, ending in the mid-region of the sole as a deep pore (*P*). The anterior groove (*AG*) of the foot was more conspicuous than usual, this feature perhaps due to the pressure of the foot against the substrate. The left side of the foot was distinguishable from the right by a series of small white

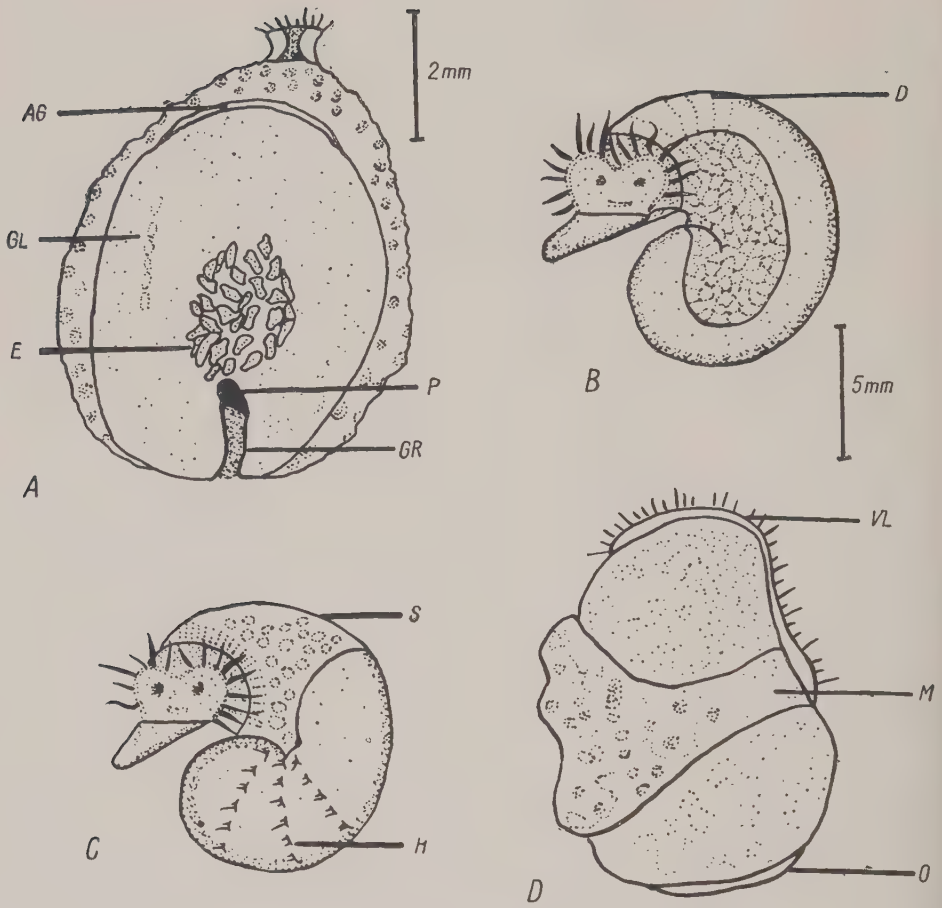


Fig. 8. *Cypraea caputserpentis.* A Female depositing egg capsules. *AG* anterior channel; *E* egg capsules; *GL* glandular structures; *GR* groove; *P* pore. B Veliger showing development of dots on first whorl. *D* dots. C Veliger showing development of shield and hair-like projections. *H* projections; *S* shield. D Metamorphosing larva with mantle, veliger lobes, and operculum. *M* mantle; *O* operculum; *VL* veliger lobes.

structures (*GL*) which were visible through the transparent epithelium. These structures were not obviously in communication with the exterior, nor was any secretion noted. The egg capsules were emitted from the posterior aperture of the shell, and by muscular contractions of the foot moved along the groove toward the mid-region of the foot where they were attached to the substrate. Approximately 200 egg capsules were deposited in a period of six hours. Once deposition of the egg capsules had ceased, the female continued to circle over the egg mass, and eventually rasped all of the capsules from the substrate so that further observations on development were not possible. Within seconds after the last capsule had been rasped from the substrate, the foot resumed its normal shape and the animal moved away from the site of deposition. Under natural conditions

the females of *Cypraea* are known to "brood" over their egg capsules for periods of two weeks (Ostergaard 1950, Natarajan 1954).

There is apparently no specific breeding season for *C. caputserpentis* in Hawaii. Egg masses have been collected during various months of the year; the gonads appear to be about the same size and color when examined periodically; and sperm have been removed from the seminal receptacles of adult females examined monthly over a period of two years.

Egg masses measuring 2—3 cm in length and 1—2 cm in width are attached to the undersurfaces of rocks and coral. The masses conform to the contours of the substrate, but in general outline resemble the foot of the animal and are somewhat flattened. Between 100—200 transparent capsules are in each egg mass, adhering three and four deep in a gelatinous matrix, the long axis of the case horizontal. The capsules are of varying shape, some oblong, others constricted and vase-shaped. The capsules measure about 1.1 mm in length and 0.9 mm in breadth and contain approximately 200 eggs.

Newly deposited eggs are white and measure about 90 μ in diameter. The incubation period appears to be about 18 days, trochophoral stages appearing three days after collection of uncleaved eggs, the veliger stage 12 days later, and the veligers hatching out after another three days. Several instances of the occurrence of both trocophoral stages and veliger stages in the capsules of a single egg mass were recorded. This indicates that the egg capsules are not deposited simultaneously, a suggestion which is compatible with the observation noted above of the occurrence of active sperm in the seminal receptacle for periods of at least 11 days after copulation.

The newly hatched veligers measure 1—1.2 mm across the widest portion of the shell. The velum is bilobed and measures 0.9 mm across the lobes. The shells are light yellow in color and pitted with shallow depressions. The operculum is the same color as the shell, and there is a reticulated pattern on the external surface.

Approximately two hours after escaping from the egg cases the veligers increase the speed of their swimming movements, a period of vigorous activity ensuing for about 15 minutes. The larvae then come to rest on the substrate. During the activity period a series of dots radiating from the center of the shell develops (fig. 8B) and after the larvae have ceased their vigorous movements the dots on the first shell whorl enlarge and become lumpy in appearance. The lumps gradually coalesce, forming a shield about 84 μ in diameter. Simultaneously the dots on the lower portion of the shell gradually increase in size and develop hair-like projections (fig. 8C). The development of the shield and projections occupies about one hour. The animals remain relatively inactive for the next 12 hours, at the end of which time they have elongated, and the shield has developed three knob-like projections (fig. 8D). The velar lobes are still present, protruding from the ventral surface anteriorly and the operculum extends posteriorly. Further observations on metamorphosis have not been possible up to the present.

III. AN INTERPRETATION OF RELATIONSHIPS AMONG THE CYPRAEACEA

The picture of *C. caputserpentis* which emerges from the above descriptions, and which appears to be characteristic of the other species of *Cypraea* (Kay, mss in press), is that of a browsing gastropod with many of the features of the idealized

primitive prosobranch as it has been interpreted by GRAHAM (1939) and MORTON (1955a). Although the Cypraeacea are in general recognized as highly organized prosobranchs, *Cypraea* appears to have retained many of the ecological and anatomical features attributed to the ancestral prosobranch stock, while the other genera included in the Cypraeacea are more specialized in habitat and modified in anatomy.

The species of *Cypraea* are in general associated with the occurrence of coral reefs where they occupy a wide variety of habitats within their distributional range. Both the shell and mantle of *Cypraea* are noted for their brilliant coloring, however no generalization can be drawn at present regarding a correlation between either mantle or shell color and the habitats of the animals. Where data are available for other cypraeid genera, it appears that these genera are considerably restricted in habitat. *Trivia*, *Erato*, and *Simnia* are associated with sessile ascidians in British waters (LEBOUR 1932, 1933a, 1933b; FRETTER 1951), and the author has observed *Trivia* on ascidians in the waters of the Hawaiian Islands. In the Pacific *Ovula ovum* (L.) occurs on alcyonarians (DEMOND 1957); and along the coasts of the Americas *Primovula*, *Neosimnia*, and *Pediculariа* are associated with gorgonids (ABBOTT 1954). The shell and mantle of these genera tend to approximate the background color and texture of the habitat. In *Trivia* animals with white mantles and shells occur on white ascidians in the Hawaiian Islands (KAY, unpublished observation). *Neosimnia* of the Atlantic coast of North America is a deep lavender on the purple sea fan *Leptogorgia hebes* VERRILL and yellow on the yellow sea fan *Leptogorgia virgulata* LAM.; and *Pediculariа californica* NEWCOMB of the California coast is red, simulating the color of the hydrozoan *Allopora californica* VERRILL with which it is associated (ABBOTT 1954). The shells of *Neosimnia* and other Amphiperasiinae which occur on the branches of gorgonids are longer and narrower than in either *Cypraea* or *Trivia*, and the shell of *Pediculariа* is flattened and closely attached to the coralline substrate on which it occurs. In *Cypraea*, which crawls freely over a coral or sand substrate, the foot is without distinctive glandular equipment. The glandular equipment of *Trivia*, *Erato*, and *Simnia* which consists of a posterior mucous gland in addition to the anterior pedal gland appears to be characteristic of many small molluscs (FRETTER 1947, 1951).

The taenioglossan radulae of all cypraeid genera display differences in tooth structure which can be associated with different diets. The radula of *Cypraea* is reminiscent of the radula of archaeogastropods such as *Lunella* (MORTON 1955b) in function if not in structure, all of the teeth serving in scraping particulate matter from the substrate. In *Trivia*, *Erato*, and *Simnia*, which feed on sessile ascidians (LEBOUR 1932, 1933a, 1933b; FRETTER 1951), and in *Ovula ovum* and *Pediculariа* (the food habits of which are not known) the teeth are distinctly serrated and the laterals well-developed. In *Simnia* and *Ovula* the laterals are rhipidoglossan in appearance, consisting of numerous basally fused uncini which in *Simnia* brush up tissues loosened by other radular teeth (FRETTER 1951). Jaws are present in addition to the radula in *Trivia*, *Simnia*, and *Erato* (VAYSSIÈRE 1923, FRETTER 1951), furnishing additional cutting surfaces.

The alimentary canal of the Cypraeacea shows few of the modifications of structure characteristic of carnivorous gastropods. There appears to be a general tendency, however, toward the development of a glandular area in the region of the anterior esophagus. In *Cypraea* the region is distinguished only by a pair of histologically distinct pockets; in *Trivia* the ventral wall is formed by mucous

cells (Fretter 1951); and in *Erato* the mucous wall is separated off as a ventral, glandular diverticulum (Fretter 1951). The mid-esophagus is characterized by lateral pouches with deeply folded walls in *Trivia*, *Erato*, and *Simnia* (Fretter 1951), similar to the pouches which are considered characteristic of the primitive condition. The single, large glandular pouch in *Cypraea* may perhaps be explained in terms of an expansion and fusion of the primitively occurring series of small pouches. The posterior esophagus in all genera is a simple conducting tube.

The stomach of *Cypraea* agrees in many respects with those features suggested by Graham (1939) with Morton's (1953) modifications as characteristic of the ancestral prosobranch stomach. These features include its division into a proximal globular region with a ciliary sorting area converging on the intestinal groove, a distal tubular style sac which Morton (1953) has suggested in the primitive condition contains a compacted faecal rod or protostyle, and a caecum into which the major typhlosole extends. The stomach of *Cypraea* differs from the primitive condition in that the proximal region is a straight tube, only a small portion retaining a suggestion of the globular shape, and the ciliary sorting area while structurally present does not function as a mechanical sorting device. A caecum is present only in *Orula* (Kay, unpublished observation) of the other cypraeid genera of which the anatomy is known. In *Trivia*, *Simnia*, and *Erato* the stomach is clearly similar to that in *Cypraea* but is in general simpler. It is generally recognized that the stomach is less complex in those animals with a carnivorous habit. The stomach of *Trivia* differs from that of *Cypraea* in that it lacks a caecum, and a small gastric shield is present in the ciliary sorting area (Graham 1939).

There is considerable evidence that the genital ducts of the mesogastropods were open in the ancestral stock (Fretter 1952). The seminal groove in *Cypraea*, *Orula* (Kay, unpublished observation), and the partially open duct of *Simnia* (Fretter 1951) may thus be accounted for in terms of the presumably primitive condition, while the closed ducts of *Trivia* and *Erato* (Fretter 1951) are indicative of a more specialized system. In *Cypraea* and *Simnia* the prostate does not open into the mantle cavity, whereas in *Trivia* and *Erato* the prostate communicates with the mantle cavity (Fretter 1946, 1951). Fretter (1946) has suggested that the opening of the prostate into the mantle cavity in forms having a seminal duct may result in selection advantages in that excess seminal fluid can escape and the possibility of rupture of the genital ducts is reduced. In all genera the penis is a large, non-invaginable structure. The genital aperture of the females of *Cypraea* and *Simnia* (Fretter 1951) is terminal. In some species of *Cypraea* a bursa copulatrix is present, lateral to the genital aperture, and in these species the seminal receptacle is glandular rather than saccate (Kay, mss in press), and macroscopically similar to those described by Fretter (1946) in the stenoglossans *Nucella* and *Ocinebra*. In the females of *Trivia* and *Erato* the capsule gland opens laterally into the mantle cavity (Fretter 1946, 1951). Although females of *Trivia* may be distinguished from males by the occurrence of a pore in the mid-ventral surface of the foot into which the ventral pedal gland opens (Fretter 1946), there is no such permanent pore in the foot of *Cypraea*, a transient groove and pore appearing during the deposition of egg capsules. *Cypraea* deposits eggs on any hard substrate while the eggs of *Simnia*, *Trivia*, and *Erato* are deposited on or in compound ascidians (Lebour 1932, 1933a, 1933b; Fretter 1951). The larval stage is a simple veliger in *Cypraea* and *Simnia* (Lebour 1932); an echinospira is present in *Trivia* and *Erato* (Lebour 1933a, 1935).

Although the nervous system has not been described in this work, it should be noted that in all cypraeid genera the cerebro-pleural ganglia are concentrated such that there is little or no indication of a cerebro-pleural connective, and in *Trivia* and *Erato* the pedal ganglia are also concentrated near the cerebro-pleural mass. The pedal nerve cords of *Cypraea*, *Ovula*, and *Simnia* are diffuse, extending the length of the foot. Both THIELE (1931) and SCHILDER (1936) regard the long pedal nerve cords as secondarily derived; however, the occurrence of primitive features in the digestive and reproductive systems of these genera suggests that the long pedal nerve cords are also primary archaic characters.

The available data on the biology and anatomy of the genera included in the Cypraeacea indicate that the general tendency within the group is toward a carnivorous, sessile habit, and the various features of the cypraeid plan as they appear in the browsing form *Cypraea* are correspondingly modified. In those genera which are restricted in habitat both mantle and shell tend to approximate the background color and structure of the habitat; the teeth of the taenioglossan radula are serrate and specialized, and jaws are present, both which are modifications associated with a carnivorous diet; and the stomach is simplified, particularly by the loss of the caecum characteristic of microphagous gastropods. The primitive position of *Cypraea* is further indicated by the occurrence in the other cypraeid genera of specialized features which are not directly associated with a restricted habitat and diet: the reproductive system with closed genital ducts in the males and the nervous system with concentrated pedal ganglia.

The Cypraeacea may perhaps best be characterized as a group of molluscs in which the features diagnostic of each genus are to be largely associated with specialized habitats and diets. Within the Cypraeacea the Cypraeinae (*Cypraea*), Amphiperasiinae (*Simnia*, *Ovula*, *Neosimnia*, *Volva*), and Pediculariinae (*Pedicularia*) possess common features as regards the digestive, reproductive, and nervous systems, but both the Amphiperasiinae and Pediculariinae are specialized in habitat and diet and correspondingly modified in shell and radular characters. The Triviinae (*Trivia* and *Erato*) with closed reproductive ducts and concentrated pedal ganglia, as well as with anatomical modifications associated with restricted habitats and diets, have diverged even further than have the Amphiperasiinae and Pediculariinae from *Cypraea*.

The author wishes to thank Dr. A. J. KOHN for providing material for study of the early developmental stages. For reading and criticizing the manuscript and for much valuable discussion, the author is indebted to Dr. R. W. HIATT and Dr. A. J. BERNATOWICZ. This paper is Contribution No. 130 from the Hawaii Marine Laboratory.

IV. SUMMARY

The gastropod *Cypraea caputserpentis*, studied in the Hawaiian Islands, is a generalized browsing form with many of the features of the idealized primitive prosobranch. The radula is of typical taenioglossan arrangement, all of the teeth serving as raking or scraping tools. The alimentary canal deals with small particles principally of algal origin, and there is an emphasis on ciliary action and mucus production in the esophagus and stomach. The mid-esophagus is dilated, the surface increased by lamellae which project over the dorsal food channel. The stomach is characterized by an antero-ventrally directed caecum and a short style-sac region at the proximal end of the intestine. Faecal pellets are compacted in the intestine. The reproductive system of the male is distinguished by an open

seminal groove, and the prostate is closed off from the mantle cavity. In the female the genital aperture is terminal. The seminal receptacle is a diverticulated sac lying dorsally between the capsule and albumen glands. Eggs are deposited in capsules which are attached to a hard substrate. The female "broods" the egg mass. The larval stage is a free-swimming veliger, and development up to metamorphosis is estimated at about 18 days.

Comparison of the biology and anatomy of *Cypraea* with other cypraeid genera suggests that within the Cypraeacea *Cypraea* has retained many of the features of the ancestral prosobranch stock, while other genera such as *Trivia*, *Erato*, *Simnia*, etc. are restricted in habitat and modified in anatomy.

V. References

Abbott, R. T., 1954: American Sea Shells. 541 pp. New York: van Nostrand.

Amaudrut, A., 1898: La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. Sci. Nat. Zool. Sér. 7, Vol. **8**, 1—291.

Bouvier, E. L., 1890: Système Nerveux, Morphologie Générale et Classification des Gastéropodes Prosobranches. Acad. de Paris, Fac. des Sci., Thesis No. 596 (Ser. A, No. 95), 510 pp.

Brock, J., 1887: Über die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb. **2**, 615—624.

Demond, J., 1957: Micronesian reef-associated gastropods. Pac. Sci. **11**, 275—341.

Fretter, V., 1941: The genital ducts of Theodoxus, Lamellaria, and Trivia, and a discussion of their evolution in the prosobranchs. J. mar. biol. Ass. U. K. **26**, 312—351.

— 1947: The structure and life history of some minute prosobranchs of rock pools: Skeneopsis planorbis (Fabricius), Omalogyra atomus (Philippi), Rissoella diaphana (Alder) and Rissoella opalina (Jeffreys). J. mar. biol. Ass. U. K. **27**, 597—632.

— 1951: Some observations on the British cypraeids. Proc. Malac. Soc. London **29**, 14—20.

— 1953: The transference of sperm from male to female prosobranch with reference, also, to the Pyramidellidae. Proc. Linn. Soc. London **164**, 217—224.

Graham, A., 1949: The molluscan stomach. Trans. Roy. Soc. Edinburgh **61**, 737—778.

— 1954: The anatomy of the prosobranch Trichotropis borealis Broderip and Sowerby and the systematic position of the capulids. J. mar. biol. Ass. U. K. **33**, 129—144.

Lebour, M. V., 1932: The larval stages of Simnia patula. J. mar. biol. Ass. U. K. **18**, 107—115.

— 1933a: The British species of Trivia: T. arctica and T. monacha. J. mar. biol. Ass. U. K. **18**, 477—484.

— 1933b: The larval stages of Erato voluta (Montagu). J. mar. biol. Ass. U. K. **18**, 485—490.

— 1935: Eggs and larvae of the British prosobranchs with special reference to those living in the plankton. J. mar. biol. Ass. U. K. **22**, 105—166.

Linke, O., 1933: Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelithorinen. Wiss. Meeres. N. F. Abt. Helgoland **19** (fide Fretter 1946).

Malard, A. E.: 1887: Sur le système glandulaire oesophagien des taenioglosses carnassiers. Soc. Philom. Paris **2**, 108—111.

Morton, J., 1952: The role of the crystalline style. Proc. Malac. Soc. London **29**, 85—92.

— 1953: The functions of the gastropod stomach. Proc. Linn. Soc. London **164**, 240—246.

— 1955a: The functional morphology of the British Ellobiidae (Gastropoda, Pulmonata) with special reference to the digestive and reproductive systems. Phil. Trans. Roy. Soc. London B, **239**, 89—160.

— 1955b: The structure and function of the stomach and sorting caecum in Lunella smaragda (Martyn) (Turbinidae). Proc. Malac. Soc. London **29**, 85—92.

Natarajan, A. V., 1954: On the breeding habits of the cowry Erronea errones (L.). Curr. Sci. **23**, 225—226.

Odum, H. T., and Odum, E. P., 1955: Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. Ecol. Monogr. **25**, 291—320.

Ostergaard, J. M., 1950: Spawning and development of marine gastropods. Pac. Sci. **4**, 75—115.

Owen, G., 1958: Observations on the stomach and digestive gland of Scutus breviculus (Blainville). Proc. Malac. Soc. London **33**, 103—114.

Rau, A., 1934: Anatomisch-histologische Untersuchungen an Cypraeen. Jena. Zschr. Naturw. **69**, 361—486.

Riese, K., 1931: Phylogenetische Betrachtungen über das Nervensystem von Cypraea moneta auf Grund seiner Morphologie und Histologie. Jena. Zschr. Naturw. **65**, 361—486.

Risbec, J., 1937: Anatomie des Cypraeidae. Archiv. Mus. Paris **14**, 75—104.

— 1955: Considérations sur l'anatomie comparée et la classification des gastéropodes prosobranches. Journ. Conchyl. **95**, 45—82.

Schilder, F. A., 1936: Anatomical characters of the Cypraeacea which confirm the conchological classification. Proc. Malac. Soc. London **22**, 75—112.

Thiele, J., 1931: Handbuch der systematischen Weichtierkunde. 1—2, Jena.

Vayssière, A., 1923: Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques de la famille des Cypraeides. Ire Partie. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille **18**, 1—120.

— 1927: Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques de la famille des Cypraeidés. IIe Partie. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille **22**, 133—184.

Dr. Alison Kay
Science Department
University of Hawaii
Honolulu 14, Hawaii/USA

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	197—201

T. T. Macan

THE EFFECT OF TEMPERATURE ON *RHITHROGENA SEMICOLORATA* (EPHEM.)

Contents

1. Introduction 197
2. Rate of growth 197
3. Start of emergence 198
4. End of emergence 200
5. Hatching of eggs 200
6. Discussion 200
7. Summary 201
8. References 201

1. Introduction

Rhithrogena semicolorata (Curtis) has one generation per year, emerges in the early part of the summer, and grows throughout the winter. That the hatching period extends from about August to about January is deduced from the occurrence of very small nymphs, and there is some evidence of downstream migration before emergence (Macan 1957). The temperature of the stream where these studies were made was recorded continuously (Macan 1958) and the intention now is to try to correlate events in the life cycle and events in the temperature cycle, in the hope that this will prove a useful preliminary approach to a problem which can ultimately be solved only by experimental work.

2. Rate of growth

The increase in the average size of nymphs in successive catches is a valid measure of rate of growth only if the population of a later catch has not been augmented from eggs unhatched at the time of a former. Growth of *R. semicolorata* cannot, therefore, be measured in this way until after January, at which time, however, nymphs that have reached their full size and stopped growing introduce another source of error. Clearly some other means of finding rate of growth must be sought and it must be borne in mind that there are three unmeasured variables: the two just mentioned and the number of nymphs that have invaded the sampling area from regions above it.

After trying several, I selected the one shown in fig. 1. The numbers in each size group are expressed as percentages of the total catch and histograms for successive months are then superimposed in pairs one on the other. The earlier month is indicated by the thick line, the later by the thin one and by shading. It is then possible to assess by eye the amount of growth from the extent to which the columns of the larger size-groups are taller than they were a month before. It is indeed possible by adding together the differences between the various

columns to obtain for each month a rough value, which, if of no great mathematical significance, should be useful for comparative purposes. For example the difference of 21 between February and January in fig. 1 is reached in the following way:

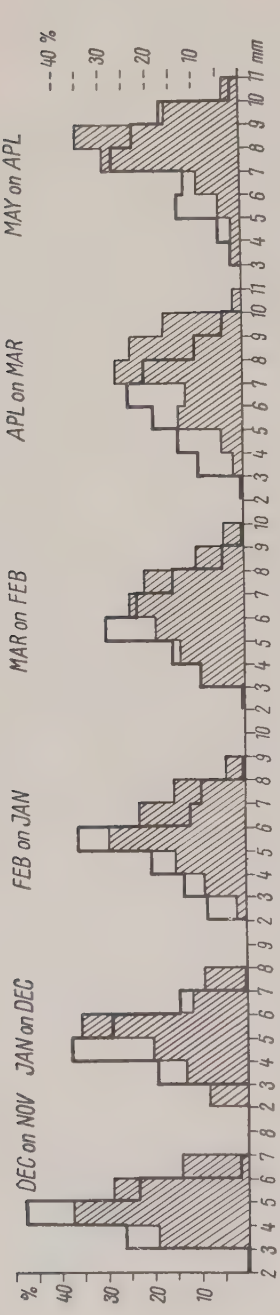


Fig. 1. Percentage of nymphs in each size group. The earlier month has a thick outline, the later has a thin one and is also shaded.

	6—7 mm	7—8 mm	8—9 mm	9—10 mm
	size groups			
Feb.	23	15	4	1%
Jan.	12	9	1	0%
difference	11	6	3	1/21

When all the differences are compared in this way, the following is the result:

	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	April
1951	—	—	16	22	21
1952	18	17	21	16	34

The month preceding the collection made in February 1952 was unusually cold, with an average temperature of 2·5° C and a maximum of 4·5° C. In the next four weeks both figures were about double. In 1951, February was warmer and March colder, temperature remaining near the same level throughout the eight weeks. This pattern is not reflected in the growth, which appears to proceed at a rather constant rate throughout the winter. There is some indication of an increase at the end of the winter and it may actually be great but masked in an average because many nymphs have ceased to grow. Harker's (1952) statement that "a temperature level of about 6° C is required for active growth" is not true of the specimens in the stream studied. They are also different from those in the Mölle, which did not grow at all from the beginning of November to the end of February (Illies 1952, fig. 6).

3. Start of emergence

Some nymphs are full-grown in January or February but emergence does not start until May when there is generally a week or two of small catches preceding big ones late in the month or early in June (fig. 2).

If time of emergence were governed entirely by temperature, it should vary considerably from year to year and from place to place, as indeed in some

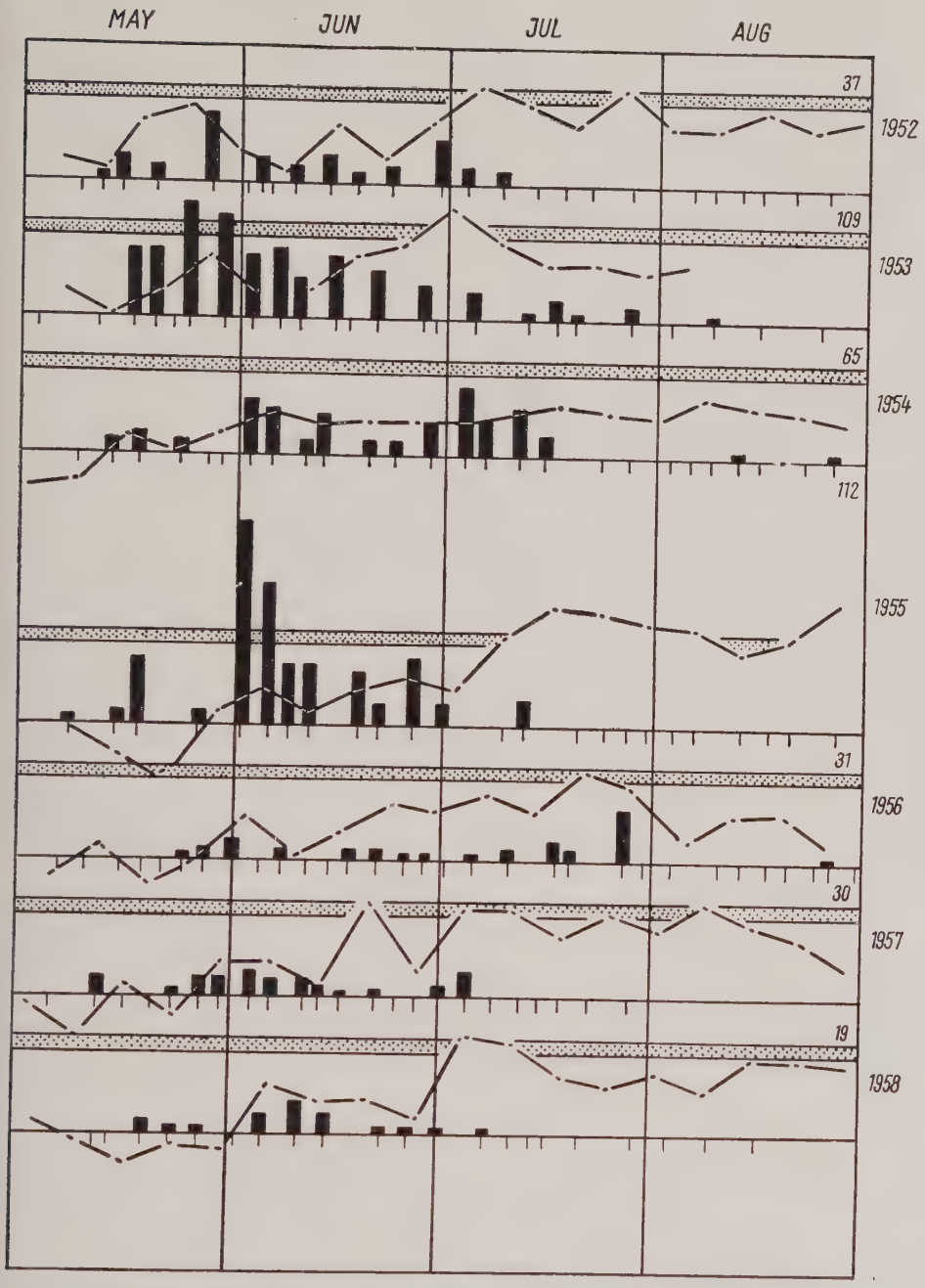


Fig. 2. The histogram shows the number of adults taken in an emergence trap. The small vertical lines indicate when the trap was visited. The figure at the right-hand side gives the total for the year. Scale: the last four catches in 1958 are each one nymph.
The graph shows the average weekly air temperature. Scale: the histogram baseline is 10° C, the two lines enclosing the dots 16 and 17° C.

species it does (Pleskot 1951, 1953). Macan (1958, p. 100) calculates that it should be three to four weeks earlier in Ford Wood Beck after a warm season than after a cold one. That of *R. semicolorata* is not, and a glance at fig. 2 is sufficient to show that the emergence of this species (histogram) is too regular to be governed entirely by temperature (line). Nevertheless, the peak is in May in 1952 and 1953 when that month was warm, and not till June in 1955 when it was cold. In 1954 and 1956, both years with rather uniformly cool summers, the first peak was not very distinct and there was a second one, in July. Temperature, therefore, would seem not to be without influence on emergence but it is probably but one factor in a complex, resolution of which cannot be achieved by the present method of associating field data.

4. End of emergence

The line in fig. 2 shows the average air temperature each week, the histogram baseline being 10° C and the two lines between which the dots are being 16 and 17° C. In 1954 emergence went on until late August, and it will be noted that the temperature never reached 16° C. 1956 and 1953 were similar except that in each there was one week in which temperature rose above 16° C. In the remaining years emergence came to an end when the average temperature rose above 16° C and remained above it for two successive weeks. Average water temperature tends to be the same as average air temperature but to lag behind it (Macan 1958) and therefore water temperature does not reach a level which air temperature attains for a short period only. It appears, therefore, that mature nymphs are killed at an average temperature of about 16° C. Harker's (1952) finding that emergence lasted longer in a stream that was probably colder than the author's confirms his conclusion, which is similar to that of Ide (1935). Pleskot (1953) believes that the decreased concentration of oxygen associated with high temperature may be more important than the temperature itself. The actual lethal threshold, which depends on the temperature reached, on how long the animal was exposed to it, and on the temperature at which the animal was living previously, cannot be determined from these field data.

5. Hatching of eggs

According to Ide (1935) nymphs that hatch too soon, as well as those that do not emerge soon enough, are killed by lethally high temperature. The time of hatching of eggs of *Rhithrogena* was not established in the present investigation with sufficient accuracy to justify a statement.

6. Discussion

A study of Pleskot's (1951) paper makes anyone who has studied only one stream aware that his conclusions must be cautious, but it is safe to draw attention to two unknown quantities that have come to light during the present study. The first is the temperature that the eggs can tolerate and the question of whether their hatching is determined by external or intrinsic factors, and the other is the stimulus that starts emergence. Taxonomic uncertainties preclude any precise statement about the geographical range of *R. semicolorata*, but obviously it could thrive in a stream appreciably higher or farther north than the one studied. Southwards its range may be curtailed by the temperature that the eggs can tolerate. If, however, emergence is inflexibly related to a factor or combination

of factors in which temperature is not important, temperature could restrict range by reaching a lethal level before the stimulus to emerge came into play. Another consequence of such a condition would be a life history less variable than that of a species whose emergence depended more on temperature. Such a species could have two generations in water that was warm in winter and cool in summer, but only one either where a long winter did not permit time for more, or where warmth in summer was excessive. Survival under the last conditions would require eggs which were more tolerant of high temperature than nymphs and which remained unhatched while conditions were unfavourable.

7. *Summary*

1. *Rhithrogena semicolorata* has one generation per year, the adults starting to emerge in May and the eggs to hatch in August.
2. Growth proceeds steadily throughout the winter apparently little influenced by temperature.
3. The peak of emergence is both later and less distinct in colder years, but happens annually nearer the same date than it would if temperature were the sole controlling factor.
4. Emergence comes to an end when the average air temperature reaches about 16° C and remains at or above that level for two weeks or more. In years when this does not happen, a few adults appear as late as the end of August.

8. References

Harker, J. E., 1952: A study of the life cycles and growth-rates of four species of mayflies. Proc. R. ent. Soc. Lond. A. **27**, 77—85.

Ide, F. P., 1935: The effect of temperature on the distribution of the mayfly fauna of a stream. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. **50**, 1—76.

Illies, J., 1952: Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. Arch. Hydrobiol. **46**, 424—612.

Macan, T. T., 1957: The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. Trans. Soc. Brit. Ent. **12**, 129—156.

— 1958: The temperature of a small stony stream. Hydrobiologia **12**, 89—106.

Pleskot, G., 1951: Wassertemperatur und Leben im Bach. Wett. u. Leben **3**, 129—143.

— 1953: Zur Ökologie der Leptophlebiiden (Ins., Ephemeroptera). Österr. zool. Z. **4**, 45—107.

Dr. T. T. Macan
Freshwater Biological Association,
The Ferry House, Ambleside,
Westmorland, England

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	203—214

Louis S. Kornicker and John T. Conover

Institute of Marine Science
The University of Texas

EFFECT OF HIGH STORM TIDE LEVELS ON BEACH BURIAL OF JELLYFISH (SCYPHOZOA) AND OTHER ORGANISMS

Contents

1. Introduction 203
2. Observations 203
3. Discussion 205
4. Burial Process 208
5. Mold and Cast Formation 208
6. Summary 212
7. Literature Cited 212

1. Introduction

Fossil jellyfishes or scyphozoans have been reported from the Cambrian to Recent strata (Moore, Lalicker and Fischer 1952). The process by which these delicate creatures have been preserved as three dimensional casts or molds (Harrington and Moore 1955, van Gundy 1951) is an intriguing question. Observation of jellyfish in present day seas may lead to a better understanding of preservation processes.

2. Observations

In January of 1958, several days after a severe storm which had caused the waters in Aransas Pass, Texas, to rise 3.2 feet above normal high tide level, the authors observed a series of small depressions in beach sand at the end of Saint Joseph Island. Location of this area is shown in fig. 1. The impressions were most abundant in an area several feet above normal high tide level and more or less formed a band about 20 feet wide which extended almost the full length of the beach (figs. 2—4). Remains of the jellyfish *Stomolophus meleagris* L. Agassiz in various stages of decomposition were found in several depressions, and the remaining depressions were easily recognizable by their shape as having been formed by *Stomolophus* (figs. 5—18). This jellyfish occurs in large numbers seasonally in the vicinity of Port Aransas and because of its shape is commonly called "cabbagehead".

At first, all the depressions were thought to have been formed by jellyfish which had been partially covered by sand. Further inspection, however, revealed that many depressions were the result of a caving in of sand over jellyfish which had

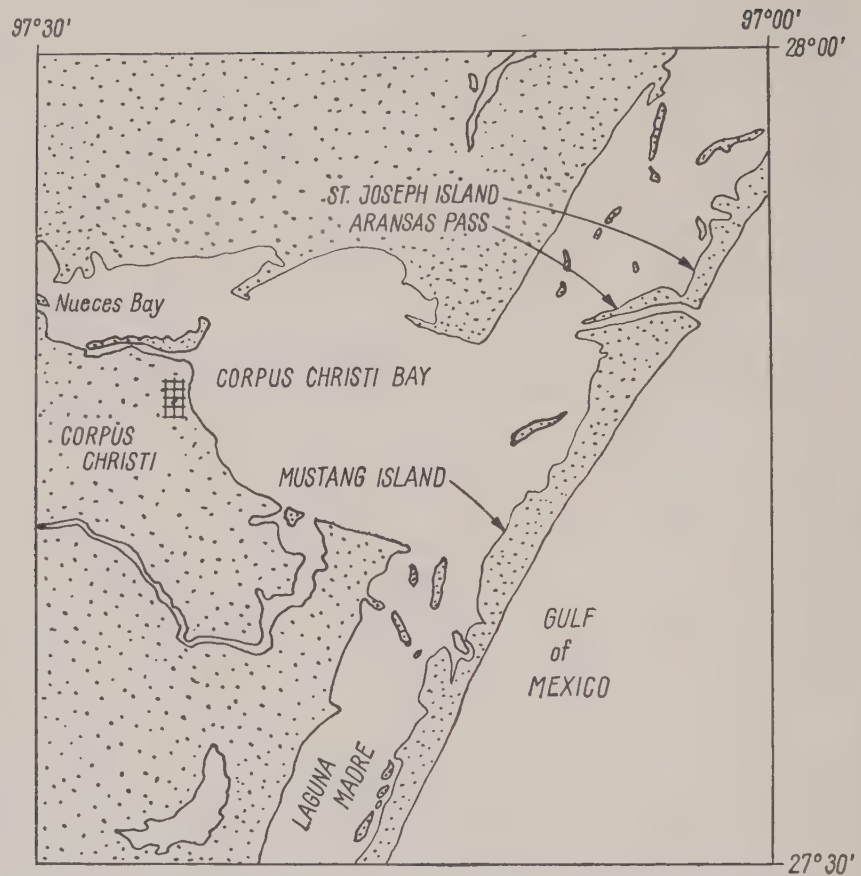


Fig. 1. Sketch map showing location of study area.

been completely buried by an inch or more of sand. Excavation of the sand within the 20-foot wide band revealed *Stomolophus*, whose presence was not indicated by surface depressions, buried 2—3 inches below the surface. Completely and partly buried jellyfish were also found at the water's edge. Surface depressions were not found either at the water's edge or in the shallow offshore water. Flattened films representing dehydrated remains of *Stomolophus* occurred on the beach above the band of depressions (figs. 15—16).

The shape of the depressions indicated that most of them had been made by *Stomolophus* deposited on their sides. However, in some cases specimens had apparently been buried in an upright or inverted position. Buried and partially buried jellyfish in various stages of decomposition were also found in all attitudes, but mostly on their sides. Orientation of the jellyfish which was not random (fig. 21) was probably a consequence of current direction.

Partly decomposed jellyfish occurred in distorted heaps several feet from impressions they had formed. Bird tracks around the impressions indicated that this was done by gulls. Edges of these molds were broken. This probably took place when the gulls pulled at the interred jellyfish (fig. 17).

The beach on which these observations were made was approximately 50 feet wide at the time of measurement. During the storm, water had apparently completely covered the beach for sand dunes at the back of the beach had been recently eroded. An approximately 3 foot drop in level occurred from the base of the sand dune to the water's edge, an average slope of about 3 degrees. The slope of the beach was not uniform, being steeper both above the depression zone and seeward of a berm which was locatet about 10 feet from the water's edge. A thick wrack of seaweed formed the crest of the berm. The wrack was composed largely of the "seagrass" *Diplanthera wrightii*, and algae such as *Gracilaria blogettii*, *Gracilaria crassissima*, *Gracilaria folifera*, *Digenea simplex*, *Laurencia poitei*, and *Spyridia aculeata*. These species are common in the bays of this region.

A sample of sand from the depression zone was analyzed mechanically and had characteristics typical of beach sands along the Gulf of Mexico (Table 1).

Table 1. Parameters of Beach Sand from Depression Zone on Saint Joseph Island[1])

Mean Size: 2.95 ø	(fine sand)
Standard Deviation: 0.35	(well-very well sorted)
Skewness: 0.00	(symmetrical)
Kurtosis: 0.50	(Mesokurtic)

[1]) Analysis made by Harvey Blatt, University of Texas.

The beach was revisited about two weeks after the initial observation on a day following a heavy rain. Depressions were no longer in evidence. All that remained to indicate the location of former depressions were greenish patches where algae were apparently being nourished by the decomposition products of the jellyfish.

3. Discussion

Two conditions which increase the probability of an organism being preserved in the geologic record are for the organism to occur in large numbers, and to be quickly buried after death. These conditions are much more important for soft bodied organisms such as jellyfish than for animals with hard parts such as clams and brachiopods.

The abundance of jellyfish in present day seas is probably not realized by many paleontologists. These animals at times occur in phenomenal numbers, e. g. HEDGPETH (1954, p. 277) estimated *Stomolophus melea. fris* to be drifting through Aransas Pass at the rate of million an hour on September 20, 1948. According to

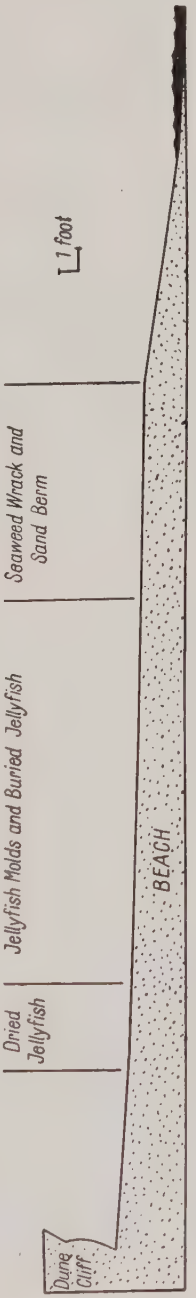


Fig. 2. Sketch of beach profile perpendicular to waters edge showing zone of dried jellyfish, zone of jellyfish molds and buried jellyfish, and location of seaweed wrack and sand berm.

HEDGPETH, "The bobbing white domes of jellyfish seemed to be packed almost solidly across the 800-yard width of the channel". Occasionally, *S. meleagris* is caught by the ton in shrimp trawls in the Gulf of Mexico (HEDGPETH 1954, p. 277) and has been sufficiently abundant off the west coast of Florida to interfere with commercial fishing (HELLIER 1958, personal communication). *Stomolophus meleagris* is not restricted to the Gulf of Mexico but is also abundant in bays and lagoons along the Texas coast. This species is also common along the coast of North and South Carolina, Georgia, and Florida, and is found along the northern coast of South America (MAYER 1910, p. 711). The occurrences of jellyfish as fossils, although scarce, probably indicate that they were also very abundant in the geologic past.

S. meleagris like many jellyfish are free-swimming and are capable of moving against, as well as with, water currents. If they should, however, venture into very shallow water where they are partly exposed and touch bottom, they are unable to navigate and are at the mercy of currents. A situation such as this exists on sand beaches where stranded jellyfish have been reported from many parts of the world (SCHÄFER 1941). Receding tidal waters often leave jellyfish behind to decompose on the beach. BRONGERSMA-SANDERS (1948, p. 974 –989) in her comprehensive catalogue of mass mortalities which have taken place at sea lists stranding by receding tides and by being cast upon the beach by severe storms as two causes of mass mortalities of fish and mollusks. It is quite likely that drifting jellyfish also accumulate on beaches in especially large numbers after severe storms.

It is evident that so far as abundance of individuals is concerned jellyfish have good probability of being preserved, and that they occur perhaps in greatest abundance along beaches. The second condition necessary to increase the probability of preservation, that of quick burial, has been shown by the observations reported above to have occurred on a beach during or immediately after a severe storm. The process by which the jellyfish may have been buried will be discussed in a following section. To summarize, on a Saint Joseph Island beach after a severe storm jellyfish were abundant and were being buried, thus fulfilling two conditions which increase the probability organisms being preserved.

A third condition which increases the probability of an organism becoming a fossil is that the sediment in which the organism has been buried remains intact, that is, not reworked before lithification. In this regard, a sand beach rates very low as a situation favorable for fossilization. As expressed by SHEPARD (1948, p. 80), "Few things give as false a concept of permanence as a broad beach on a calm summer day". Beach sands are continuously being reworked by both wind and water currents and, therefore, are unlikely places for fossil formation. A point in favor of the beach as an environment where organisms might be preserved is its ubiquity. Sand beaches form much of the periphery of oceans and seas which have transgressed and regressed on and off the continents many times during the

Fig. 3 (above). Photograph of beach showing seaweed wrack. Molds were present in their greatest abundance in zone between seaweed wrack and strand line evident in upper left corner of photograph.

Fig. 4 (below). Photograph of zone containing greatest abundance of molds and buried jellyfish. Jellyfish were distributes in the manner shown in photograph throughout an area about 20 feet wide paralleling the waters edge.

Above fig. 3; below fig. 4

geologic past. Geographical areas that were not at one time or another the location of a beach are probably extremely rare. This situation increases the probability of organisms buried in beach sands being occasionally preserved.

During severe storms organisms may be deposited and buried above the normal high-tide level, e. g. the buried jellyfish described in this paper. Organisms buried at this level of the beach are less likely to be disturbed by normal tide levels. This increases somewhat their chance to be preserved.

The hypothesis is here advanced that fossils of jellyfish and other soft-bodied animals, including the remains of whole fish, might be relics of organisms buried in a beach environment. The fact that severe storms cause both high water and mass mortalities, which supply an abundance of organisms subject to burial above the high tide level, is considered to strengthen this hypothesis.

4. Burial Process

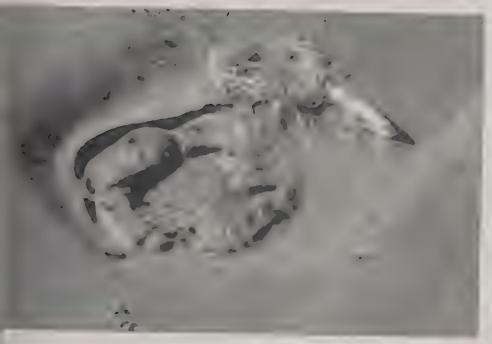
MENARD and BOUCOT (1951) describe a mechanism by which shells may be buried in sand. In essence, a water current scours sand from around the shells and the shells settle into the scoured hole (see fig. 19). If erosion of sand prevails, the shell remains exposed, whereas if deposition prevails, it is covered. The process by which the *Stomolophus* were buried appears to be similar to the above account of shell burial. Although jellyfish were observed in all stages of burial, a complete burial from start to finish was not observed. The probable order of events leading to complete burial is as follows: 1. A jellyfish drifts into shallow water where it is partly emergent. At this point the effective weight of the jellyfish is increased so that further movement requires larger currents; 2. Water currents concentrate at the edges of the jellyfish and scour a hole around and under the jellyfish and it settles into the hole (figs. 22, 23); 3. Sand eroded from the upper beach or sand dunes in back of the beach is deposited on top of the jellyfish causing complete burial.

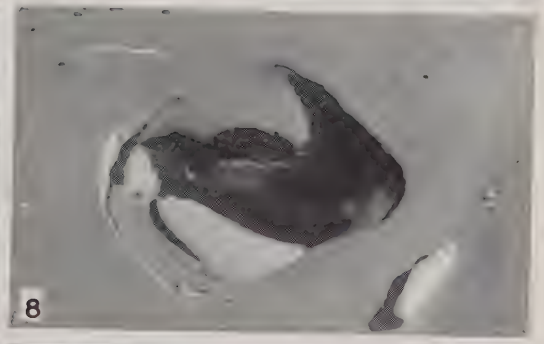
5. Mold and Cast Formation

In order to gain insight as to whether the molds may also have been present under the off-shore water, a large *Stomolophus* was cut in half and each half buried in a jar of sand. The sand was collected from the Saint Joseph Island beach where so many jellyfish had been found buried. One jar was filled with water, whereas the other was left in the original damp condition. The jellyfish covered with water took about 10 days to collapse completely. As it slowly shrunk in size, sand from around the specimen filled in the space left by the jellyfish. At the end of 10 days only a slight, inverted cone-like depression at the surface of the sand markes the former location of the jellyfish. Slight agitation of the water caused the surrounding sand to fill up the depression so that there remained no evidence of the animal's former position except for a blackening of the sand which lasted several months. The half of *Stomolophus* buried in damp sand completely collapsed in about 3 days, but a mold reflecting the original shape and

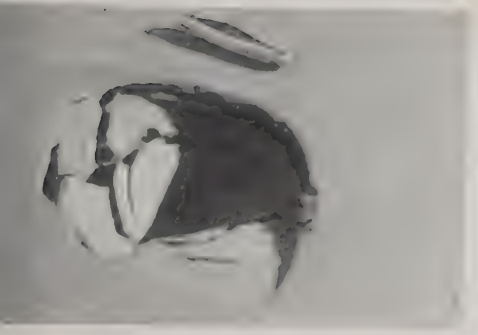
Fig. 5. Jellyfish mold, St. Joseph beach. Fig. 6. Jellyfish mold, St. Joseph beach. Fig. 7. Jellyfish mold containing decomposing jellyfish, St. Joseph Island beach. Fig. 8. Jellyfish buried in sand, St. Joseph Island beach. Fig. 9. Two jellyfish buried in sand, St. Joseph Island beach. Fig. 10. Partly buried jellyfish, St. Joseph Island beach. Fig. 11. Buried Jellyfish, St. Joseph Island beach. Fig. 12. Decomposing jellyfish partly buried in sand near waters edge, St. Joseph Island beach.

6

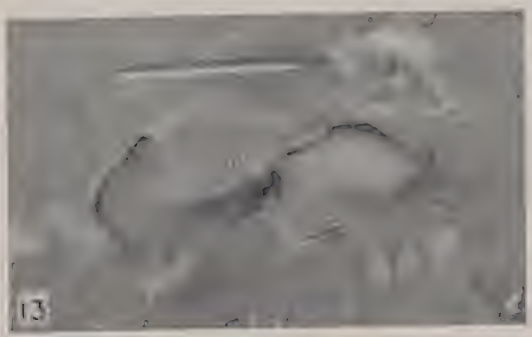



8

10



12

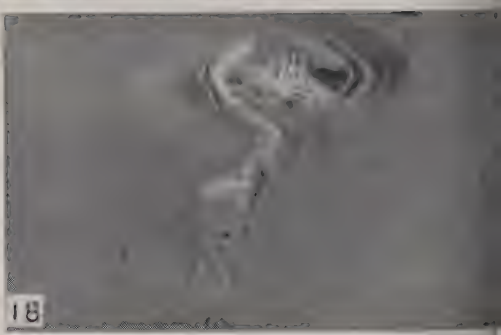

13

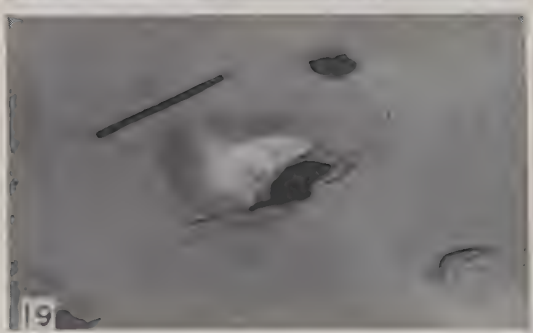
14

15

16

17


18


19

20

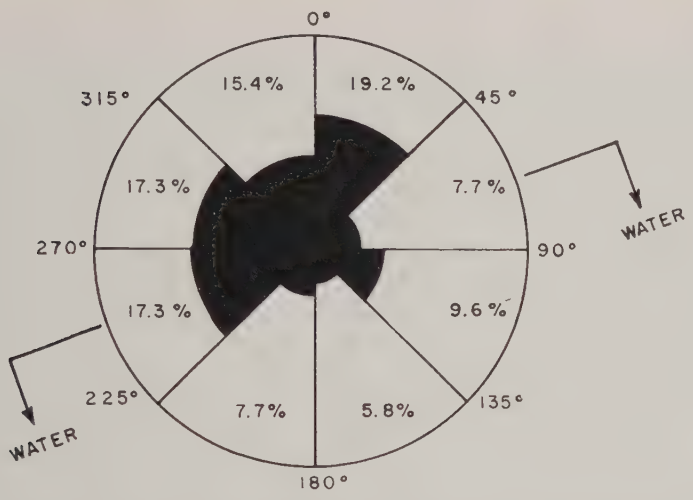


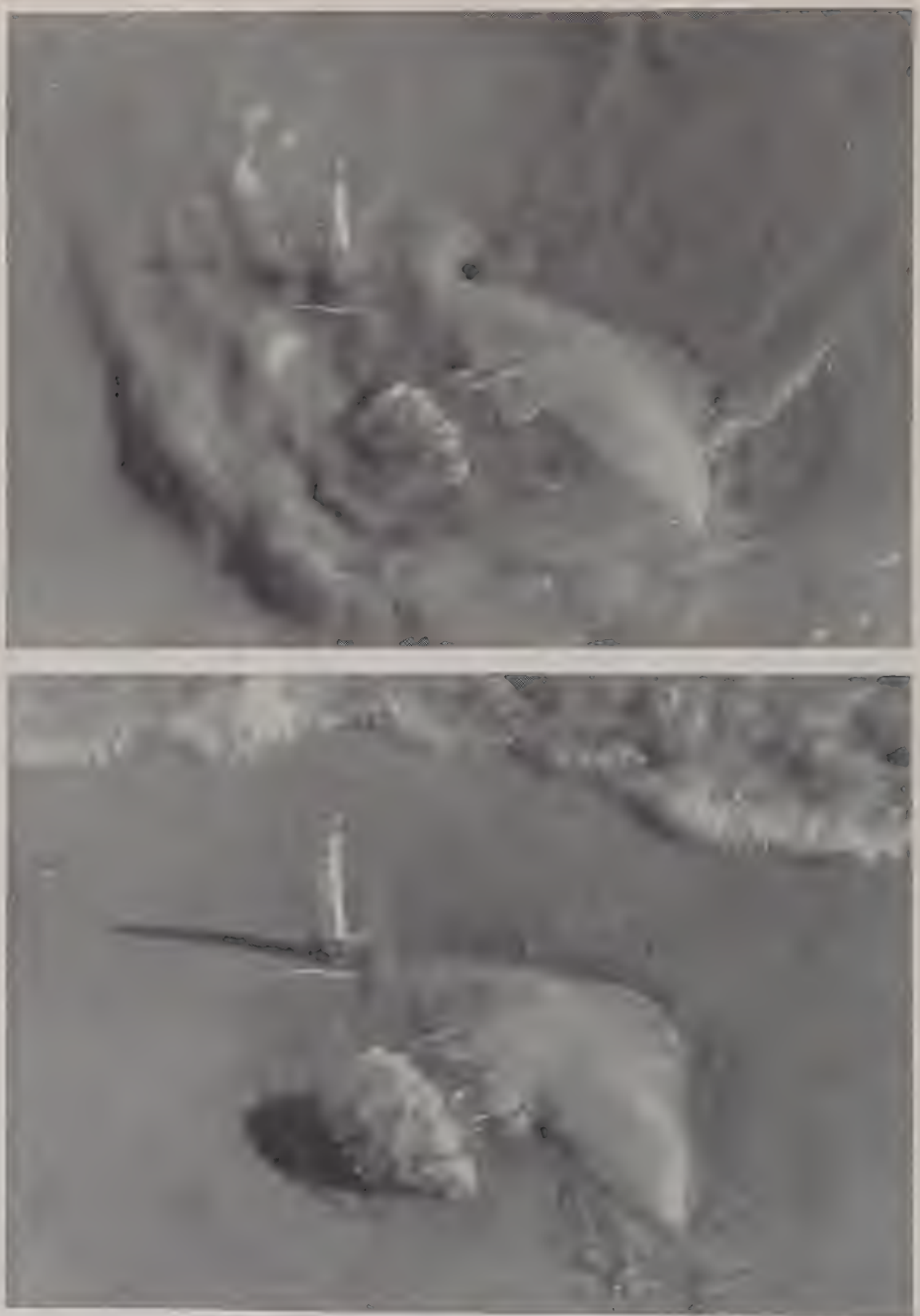
Fig. 21. Diagram showing orientation of jellyfish molds in 20 foot zone on St. Joseph Island beach. Radius of darkened portion of diagram represents spercentage of jellyfish umbrellas pointing in given compass direction. N = 52.

size of the jellyfish remained (fig. 24). This suggests that mold formation by jellyfish does not occur in sand covered by water, but further experiments are needed before stronger conclusions may be drawn.

Measurements of pH made by Dr. Carl Oppenheimer showed the pH of the beach sand to be about 8.2 and the buried jellyfish about 6.7 (fig. 20). In one pH profile taken from the surface of the sand down to a specimen of *Stomolophus* buried 4 cm below the surface the pH was 7.5 at the surface, 7.0 at ½ cm below the surface, 7.1 at 2.0 cm below the surface, and 6.0 at the jellyfish. Surface pH was 8.6 at a distance 13 cm away from the buried jellyfish. Measurements of pH made on a specimen of *Stomolophus* which had recently drifted into the beach and was collected from the water's edge showed the pH at the surface of the umbrella to be 7.5, tentacles 7.0, beneath mantle 6.9, inside of jellyfish 6.9. A specimen of a jellyfish belonging to the genus *Aurelia* had a surface pH of 7.5 and internal pH of 6.5. The low pH of the buried jellyfish may play some part in cementing the surface of the mold; however, no cementation was observed by microscopic examination in the sand forming the surface of several molds examined. Slime from the organism might also add rigidity to the mold.

Three dimensional fossils of jellyfish often occur as casts as well as molds. Twenhofel and Schrock (1935, p. 94) suggest some of these to be mud fillings

Fig. 13. Partly buried jellyfish near waters edge, St. Joseph Island beach. Fig. 14. Jellyfish almost completely covered at waters edge, St. Joseph Island beach. Fig. 15. Desicated jellyfish on upper part of St. Joseph Island beach. Fig. 16. Desicated jellyfish on upper part of St. Joseph Island beach. Fig. 17. Mold of jellyfish partly destroyed probably by bird, St. Joseph Island beach. Fig. 18. Partly buried jellyfish whose tentacles have been pulled away from umbrella probably by birds. Fig. 19. Gastropod on Laguna Madre beach partly buried by wave action. Fig. 20. Photograph of method of taking pH measurement of buried jellyfish, St. Joseph Island.



Above: fig. 22; below: fig. 23.

Fig.24. Mold of jellyfish formed after decomposition of jellyfish. Sand was obtained from St. Joseph Island and was slightly damp.

of the gastric pouches. KING in HARRINGTON and MOORE (1955) described two fossil jellyfish from the Upper Pennsylvanian of Kansas each of which adhere to "a subcylindrical or subconical mass of rock consisting of roughly stratified fragments of brachiopod spines, ostracode valves, and other organic remains in a matrix of sand or clay firmly cemented with calcium carbonate". Both specimens weathered out of shale. KING suggests that, "the rock mass attached to the jellyfish specimens might represent the filling of a burrow dug by some other animal, in which the medusoid was trapped and died or into which it was washed soon after

Fig. 22 (above). Photograph of current action around jellyfish at waters edge at St. Joseph Island. The water's edge is at lower left corner of photograph. Water is in process of goingout. Note turbity of water on downstream side of jellyfish caused by sand being excavated from under and around jellyfish.

Fig. 23 (below). Photograph of jellyfish shown in fig. 22 after water has passed. Note that jellyfish is partly embedded in sand.

death". An alternate explanation might be that a mold formed by jellyfish buried in a manner described in the present paper was filled in by sediment from above. In this case the "subcylindrical mass of rock" would be lithified sediment which filled the "neck" formed by caving in of the mold roof.

6. Summary

Jellyfish belonging to the species *Stomolophus meleagris* L. Agassiz were deposited on a beach of Saint Joseph Island, Texas, above the normal high tide level during a severe storm. After the water had receded many individuals were found buried as deep as 2—3 inches in the sand of the beach. Decomposition of buried and partly buried specimens had resulted in many molds in the sand.

It is suggested that the jellyfish may have been partly buried by sand being scoured from around and under the jellyfish, and completely buried by deposition of sand eroded from the upper beach or sand dunes in back of the beach.

A hypothesis is advanced that some fossils of jellyfish and other soft-bodied animals might be evidence of organisms buried in the beach environment after having been deposited above high-tide level during a severe storm.

7. Literature Cited

Brongersma-Sanders, M., 1958: Mass mortality in the sea. Treatise on marine ecology and paleoecology. Geol. Soc. Amer., Mem. **67**, 1, 941—1010.

Harrington, H. J., and Moore, R. C., 1955: Fossil jellyfishes from Kansas Pennsylvanian rocks and elsewhere. Bull. Kansas State Geol. Surv. **114**, 5, 153—164.

Hedgpeth, J., 1954: Scyphozoa. Gulf of Mexico, its origin, waters, and marine life. Fish. Bull. U. S. Fish and Wildlife Serv. **89**, 277—278.

Johnson, R. G., 1957: Experiments on the burial of shells. Jour. Geol. **65**, 5, 527—535.

Mayer, A. G., 1910: Medusae of the world. Publ. Carneg. Instn. **109**, 3, 499—735.

Menard, H. W., and Boucot, A. S., 1951: Experiments on the movement of shells by water. Amer. Jour. Sci. **249**, 131—151.

Moore, R. C., Lalicker, C. G., and Fischer, A. G., 1952: Invertebrate Fossils. McGraw-Hill Book Company, Inc. N. Y., 766 pp.

Schäfer, W., 1941: Fossilisation-Bedingungen von Quallen und Leichen. Senck. **23**, 189—216.

Shepard, F. P., 1948: Submarine geology. Harper and Brothers, N Y., 348 pp.

Twenhofel, W. H., and Shrock, R. R., 1935: Invertebrate Paleontology. McGraw-Hill Book Company, Inc. N. Y., 511.

van Gundy, C. E., 1951: Nankoweap group of the Grand Canyon Algonkian of Arizona. Bull. G. S. A. **62**, 8, 953—960.

Dr. Louis S. Kornicker,
Dr. John T. Conover,
Institute of Marine Science,
The University of Texas
Port Aransas, Texas, USA

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	215—276

Zuzanna Stromenger-Klekowska

CYCLES ANNUELS DES CLADOCÈRES DANS LES ÉTANGS À POISSONS

Table des matières

I. Introduction 216
1. Domaine de recherches 216
2. Le milieu 216
3. Terrain et conditions climatiques 217
4. Méthodes de travail 221
II. Phénologie 222
1. Index des espèces trouvées 222
2. Observations détaillées sur les différentes espèces 227
3. Résultats et discussion 233
a) La répartition (spatiale et temporale) des espèces les plus communes et ses modifications au cours de la saison 233
b) Les cycles sexuels et les apparitions des Cladocères 234
c) La provenance des Cladocères au printemps dans les étangs mis chaque année à sec 234
d) Le plancton des étangs comme ensemble 235
e) La valeur représentative des échantillons 236
III. Étude quantitative 237
1. Diagrammes 237
2. Résultats et discussion 242
a) Contradiction entre les résultats des analyses quantitative et qualitative . 242
b) Relation quantitative entre diverses espèces 242
c) Relation entre la fleur d'eau et le maximum quantitatif des Cladocères . 243
d) Caractère de la biocénose 244
e) La notion du dominant 244
IV. Morphologie et systématique 245
1. Observations détaillées sur les différentes espèces 245
2. Résultats et discussion 263
a) Traits communs 263
b) *Ceriodaphnia* 263
c) La cyclomorphose 265
d) Diversité de forme 266
V. Considérations finales 268
VI. Résumé 270
VII. Streszczenie 272
VIII. Bibliographie 273

I. INTRODUCTION

1. Domaine de recherches

Parmi les travaux, d'ailleurs assez rares, qui s'occupent de la biologie des étangs à poissons, la plupart concerne une grande quantité de groupes systématiques (appartenant p. ex. au plancton); ces groupes, de plus, sont souvent étudiés simultanément dans un grand nombre d'étangs. L'étude d'une certaine quantité de classes et d'ordres zoologiques à la fois permet les généralisations et un coup d'oeil plus étendu sur la situation générale dans le rassemblement donné. Dans ce cas là cependant, la précision de l'étude biologique et morphologique des spécimens des différentes espèces, ne fût-ce que la précision de l'analyse qualitative des échantillons en souffre sérieusement, car d'habitude les auteurs énumèrent dans leurs travaux un nombre très restreint d'espèces de différents groupes.

En conséquence on peut observer le fait, que les travaux concernant un seul groupe systématique (inférieur) contiennent une liste d'espèces beaucoup plus longue (HERR 1917, WEIGOLD 1910, JERZMAŃSKA 1956, KULAMOWICZ 1956).

Cet ouvrage a pour but l'observation (au long de toute la période de la mise sous eau, c'est-à-dire de la saison d'engraissement), de la périodicité d'apparition de diverses espèces de Cladocères, la mise au point de leurs cycles sexuels, les modifications concernant l'abondance de leur apparition de même que leur dépendance éventuelle de phénomènes se produisant au sein du milieu ambiant des étangs à poissons. De plus, comme ce milieu est très spécifique et astatique, ce qui est démontré dans la littérature du sujet (PLISZKA 1924, STANGENBERG 1938), il paraît indispensable de procéder à l'analyse morphologique des représentants des espèces trouvées et de tenter un rapprochement entre la grande variabilité, la diversité de leurs formes et l'influence de l'entourage. De plus, il est nécessaire de rassembler toutes les données pour résoudre le problème si la vidange annuelle des étangs, suivie régulièrement depuis des années, a exercé ou non son influence sur les dates des apparitions actuelles et des cycles sexuels des Cladocères.

Afin d'éviter, autant que possible, le manque de précision mentionné plus haut, je me borne à l'analyse des apparitions et à la morphologie des Cladocères seulement, ce qui permet pourtant de formuler des conclusions d'ordre général. Il apparaît donc opportun maintenant d'approfondir les recherches en limitant leur étendue. Il résulte des observations que je citerai plus loin, que cette méthode de recherches peut apporter des résultats, sinon inattendus, du moins très intéressants.

Le présent ouvrage a été réalisé au Laboratoire de Zoologie Systématique de l'Université de Łódź.

Je profite de l'occasion pour remercier chaleureusement le directeur du Laboratoire, prof. dr. TADEUSZ WOLSKI, pour l'aimable protection, l'aide et les multiples et précieux conseils qu'il m'assura.

Je m'empresse de remercier également tous ceux qui me prêtèrent leur aimable concours pendant la réalisation de mon ouvrage.

2. Le milieu

La notion primitive du mot «étang», fixé par FOREL (1901) pour la terminologie limnologique a été, depuis, obscurcie et déformée par suite de la traduction en autres langues où souvent le mot qui, dans le dictionnaire, correspondait le plus étroitement au mot «étang» avait d'abord une signification plus restreinte: il signifiait un réservoir d'eau artificiel mis périodiquement à

sec à des fins d'ordre économique. C'est le cas pour les langues: polonaise, allemande, russe et autres, ce qui mène parfois au manque de conséquence et de précision (Klekowska 1957a).

Le présent ouvrage concerne les étangs dans un sens plus restreint, c'est-à-dire les étangs à poissons, artificiels, vidés chaque automne.

Dans la classification des réservoirs d'eau, les étangs à poissons font partie du groupe important des réservoirs astatiques. Une qualité fondamentale pour la biologie des étangs est le fait de leur vidange annuelle, et ceci avant l'hiver, contrairement à la plupart des réservoirs périodiques naturels, où la quantité d'eau diminue au cours de la période la plus chaude de l'année; cette lente disparition de l'eau contraint les organismes qui y vivent à subir toutes les modifications du milieu causées par l'évaporation et la dessication. De plus, même dans la période de la mise sous eau, les étangs sont caractérisés par une grande diversité et variabilité de facteurs physicochimiques dans le temps et l'espace, ce qui influence de façon fondamentale les phénomènes biologiques. Il arrive souvent que, dans le même ensemble d'étangs, les réservoirs voisins diffèrent sensiblement entre eux, et parfois dans le même étang l'on trouve des zones, différant sensiblement entre elles du point de vue biologique et chimique (Pliszka 1924, Stangenberg 1938).

Stangenberg souligne avec raison que, ayant à faire à un milieu aussi totalement astatique, il est impossible de procéder à une classification précise des réservoirs. Il démontra, que les oscillations quantitatives des éléments chimiques de l'eau de divers étangs s'élèvent à quelques centaines de %. Cependant les différences du chimisme de l'eau de quelques étangs qui sont alimentés par la même source, et qui sont analysés en même temps, sont du même ordre que celles qui peuvent s'observer dans un seul étang tout au long de la période de la mise sous eau.

Il y a aussi de grandes différences dans le climat des étangs ou, plus précisément, dans la température de l'eau, comme l'a constaté Sedlmeyer (1931). Les oscillations journalières près de la surface sont sensibles — le vent surtout amène un refroidissement. Comme suite de la variabilité de température arrive p. ex. le fait, qu'une stratification thermique à thermoclyne marquée — qui se produit parfois sous l'action intense du soleil — dure très peu de temps dans les étangs. La nuit, par suite de l'irradiation de la chaleur, il se forme quelquefois une stratification inverse.

L'astatique, démontrée par les auteurs précités, est causée par les dimensions, relativement petites, des réservoirs, ce qui explique leur facilité à se plier aux exigences du milieu; de plus — surtout s'il s'agit du chimisme — les diverses méthodes de pisciculture exercées par l'homme, ne restent pas sans effets. Tout ceci rend la classification des étangs très difficile. Cependant la classification introduite par Weimann (1938, 1942) basée sur les principaux éléments du phytoplancton qui forment les fleurs d'eau — paraît très pratique.

Les étangs dont il sera question plus loin appartiennent, suivant cette classification, au type mixte *Anabaena — Aphanizomenon*, puisque, au comble de l'été, la fleur d'eau de ces Cyanophycées y est la plus abondante.

3. Terrain et conditions climatiques

Le matériel qui servit à mes recherches, fut récolté dans la ferme à poissons de Sarnów, située à 25 km environ au nord-est de Łódź (51°51′ de lat.nord, 19°7′30″ de long. est). D'un ensemble assez grand, contenant plus d'une vingtaine de réservoirs, j'ai choisi pour mes études, les trois extrêmes, situés le plus au sud (voir le plan). Mon choix a été motivé surtout par le fait qu'ils étaient ravitaillés par l'eau de la même source — le ruisseau Czarna Struga traversant tous les trois étangs, qui sont des étangs à barrage (terminologie concernant la pisciculture d'après Huet 1953). Ces étangs sont donc situés dans la vallée de Czarna Struga, orientée du sud au nord — ce ruisseau est une source d'eau bien insuffisante et il est loin,

pendant les chaleurs de l'été, de satisfaire aux besoins des étangs. Aussi, dans la période de sécheresse, le niveau de l'eau décroît sensiblement. Lors de la saison dont il est question dans cet ouvrage, la décrue ayant commencé dans la seconde moitié du mois de mai vers la mi-juin le littoral émergeait déjà.

Etant donne que: 1. l'eau qui remplit ces trois étangs provient pour la plupart de la même source et que ces étangs n'ont pas d'affluents; 2. ces réservoirs sont des étangs à barrage, ce qui permet de s'attendre à une certaine continuité des phénomènes biologiques tout en permettant une différenciation successive; 3. les alentours de ces étangs sont plus ou moins semblables et les étangs sont limités par des digues seulement au nord et au sud (seulement au nord pour le dernier étang), touchant presque la forêt à l'est et n'étant séparés à l'ouest que par une mince lisière de pré — toutes ces données favorisent l'analyse comparative de la dynamique d'un domaine assez restreint de phénomènes biologiques, sans qu'il soit nécessaire de tenir compte de toutes sortes d'autres différences entre les réservoirs.

Le terrain, sur lequel on a établi (au début des dernières 50 années) ces étangs, est très diversifié, même s'il est borné à un seul étang. Ce terrain est dur, il contient assez de fer, par places cependant il se révèle acide, à base de tourbe, surtout en ce qui concerne l'étang situé le plus au sud, qui est en contact direct avec les près acides, marécageux, couverts de *Carex* sp. En dehors des endroits un peu plus élevés, le fond des réservoirs est couvert de vase, très épaisse par places, surtout dans les creux du fond. Ces creux du fond sont remplis de vase, dont l'épaisseur dépasse par endroits 1 mètre.

Les trois étangs en question, en commençant par le premier, c'est-à-dire celui qui est le plus avancé au sud, portent les noms qui suivent: (A)-Pięciomorgowy (c-a 3 ha), (B)-Ośmiomorgowy I et (C)-Ośmiomorgowy II (les deux de c-a 4,8 ha). Quant à la profondeur des étangs, c'est seulement près des moines, surtout des moines de vidange, qu'elle dépasse 1,5 m., et même 2 m. Dans les autres parties de l'étang, en dehors des rigoles, elle oscille entre 0 à 1,2 m, sans dépasser le plus souvent quelques dizaines de centimètres.

Les rives de l'est et de l'ouest, et dans le Pięciomorgowy aussi celle du sud, sont plates et abondamment couvertes de plantes émergées: *Phragmites communis* TRIN., *Typha angustifolia* L. et *T. latifolia* L., *Glyceria* sp., *Sparganium* sp., *Sagittaria sagittifolia* L., par places *Carex* sp. et *Equisetum* sp. [ceci surtout pour le (A)]. Les rives fermées par les digues sont escarpées, mais également couvertes en abondance de plantes, surtout de *Phragmites communis* et de *Typha* et par places aussi de buissons de *Salix* sp. Le fond est par places couvert abondamment de *Potamogeton lucens* L., *P. pusillus* L., *P. trichoides* CHAM. et SCHLECHT, *Ranunculus circinnatus* SIBTH.[1]) et, à part cela *Polygonum amphibium* L. et *Myriophyllum* sp. Près des rivages, parmi les plantes fixées, l'on peut trouver *Hydrocharis morsus ranae* L. et *Lemna* sp. div., *Riccia* sp., *Drepanocladus* sp. et des algues filiformes. *Elodea canadensis* RICH. manque complètement. La plus grande abondance de plantes aussi bien émergées que submergées, caractérise l'étang (A), où il devenait difficile de trouver un endroit propice à la pêche du planeton pélagique, même dans le centre et le nord de l'étang, attenant à la digue où la flore émergée manque.

Ajoutons encore que l'eau qui afflue à l'étang Pięciomorgowy (A) du sud-ouest par le fossé de Czarna Struga, traverse d'abord les prairies marécageuses et s'enrichit d'humus qui lui prête une teinte brune. Les observations biologiques nous font croire que cet étang, le premier de la chaîne, joue en quelque sorte un rôle de boîte-filtrante

[1]) det. Prof.dr S. BERNATOWICZ.

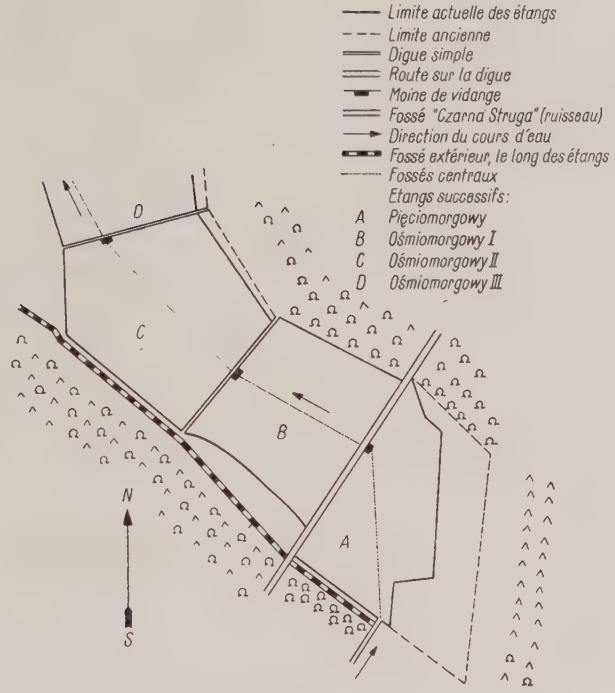


Fig. 1. Plan topographique des étangs étudiés.

en neutralisant les composés chimiques nocifs pour les Cladocères, ce dont il sera encore question plus tard. Cependant le pH de tous les étangs présente, dans le courant de l'année, une grande stabilité: 7,5—8,0 au début du printemps seulement, il est de 7 environ dans l'étang Pięciomorgowy (A) et de 6,5 dans Czarna Struga.

Dans les deux Ośmiomorgowy (B et C) l'on élevait les carpes (*Cyprinus carpio* L.) et les sandres (*Lucioperca sandra* Cuv. et Val.) et dans le Pięcimorgowy (A) en plus les alevins de brème (*Abramis brama* Cuv.). Tous les trois etangs sont des étangs d'engraissement et, destinés à fournir en automne, le poisson marchand, âgé de deux ans. Leur rendement est assez grand: pendant la période de mes recherches ils n'étaient ni chaulés ni fumés, dans les années précédentes les poissons obtenaient un supplément de sang dans leur nourriture.

En 1954, d'après les données officielles la mise en charge était la suivante:

étang Pięciomorgowy (A):	1.750 carpes	et la ponte de 2 femelles de sandre
étang Ośmiomorgowy I (B):	1.250 carpes	et la ponte de 3 femelles de sandre
étang Ośmiomorgowy II (C):	2.850 carpes	et la ponte de 3 femelles de sandre.

Suivant la classification de Weimann (1938, 1942), ces étangs appartiennent, comme je l'ai déjà dit, au groupe *Anabaena — Aphanizomenon* puisque la floraison de ces Cyanophycées et *Microcystis* sp. y est, au coeur de l'été, très abondante.

L'eau était barée au mois de février déjà, et les étangs mis à sec à la mi-octobre.

La période de mes recherches était en général froide et pluvieuse, le soleil n'apparaissant que rarement. Et voici un relevé d'observations météorologiques:

Conditions climatiques au cours des recherdes

Date	Température		Conditions climatiques	
	de l'air	de l'eau	actuelles	précédentes
3. III	5	1	beau temps, l'eau sous glace	
18. III	2	2	temps nuageux, l'eau sous glace	temps nuageux, petites gelées
24. III	9	3,9	beau temps, vent, la glace au bord des étangs et sur les petits réservoirs	depuis 4 jours beau temps, petites gelées matinales
4. IV	8,9	8,1	pluie	assez froid, pluie, plus tard hausse de température
15. IV	4,1	6,1	pluie, vent, parfois soleil	assez froid, pluies, neige, grêle
28. IV	7,9	9,3	pas de vent, soleil	d-to, vents forts, depuis 3 jours beau temps, hausse de temperature
7. V	22,1	17,0	vent assez fort	beau temps, hausse de temperature
15. V	9,4	13,4	temps nuageux, vent, pas de pluie	depuis 11. V retour du froid, temps nuageux
26. V	17,9	19,5	beau temps	depuis quelques jours plus chaud
2. VI	18,5	18,8	temps variable, plutôt nuageux, parfois averses	
14. VI	21,3	21,8	temps lourd, nuageux, matin soleil	beau temps, chaud
25. VI	23,5	21,3	beau temps, vent	d-to
5. VII	20,6	20,2	beau temps	froid, pluies, le 4. VII beau temps et chaud
15. VII—24. VII			mauvais temps, froid, nuageaux	
2. VIII	20,9	19,6		
25. VIII	19,4	19,4		
2. IX	19,6	16,8	temps lourd, pas de vent, matin nuageux	assez froid, le 30. VIII un vent très fort, ensuite pluies
17. IX	18,1	16,2	pluie nocturne, ensuite beau temps, vent d'ouest	assez froid, plutôt beau temps
2. X	13,0	8,7	temps nuageux, variable	froid, vent, pluies fréquentes

La glace, qui couvre la surface des étangs, disparaît complètement à la fin du mois de mars. A la fin de ce mois et au début du mois d'avril l'eau s'attiédit assez rapidement. Vers la mi-avril la température baissa brusquement, les insectes et les amphibiens se retirèrent dans leurs abris. Un nouveau changement de température survint dans la période du 28. IV, jusqu'au 7. V, le temps restant beau. A la moitié du mois de mai, par suite d'une nouvelle baisse de température (gelées nocturnes), la température de l'eau baisse jusqu'à 13°4 pour s'élever jusqu'à 18°8 au début de juin (2. VI), tandis que la température de l'air était de 18°5. La température maxima de l'eau était notée le 14. VI (21°8) et le 25. VI (21°3). Bien que le mois de juillet ait été nuageux et humide, la température de l'eau ne subit qu'une baisse peu sensible. Une légère baisse se fit observer ensuite le 2. IX (16°8) (la température de l'air indiquant 19°4) ce qu'il faut attribuer, certainement, à une forte pousée de vent qui soufflat le 30. VIII et à la pluie qui tombat les deux jours suivants. Au cours de la première moitié du mois de septembre, je n'ai observé aucune modification sensible de la température de l'eau, mais pendant une période de refroidissement qui eut lieu après le 17. IX, la température de l'eau baissa sensiblement et le 2. X elle était de 8°7.

4. Méthodes de travail

Le stock de Cladocères, dont je me suis servi pour le présent ouvrage, provenait de la région littorale et de la région pélagique (autant que possible, d'un endroit dépourvu de plantes émergées). Je m'efforçais de recueillir les échantillons toujours de la même façon.

Je prélevais des échantillons tous les 8 à 15 jours régulièrement, à partir du moment de la fonte des glaces sur les étangs, c'est-à-dire depuis le début d'avril, jusqu'au moment de la mise à sec des étangs, soit la fin de la saison d'engraissement, c'est-à-dire jusqu'à la mi-octobre, de l'année 1954. En plus, de nombreux échantillons pris régulièrement, à certaines époques, tous les huit jours au cours des années précédentes, provenaient de milieux divers et aussi de divers étangs de la ferme — ces échantillons-là servirent de données comparatives pour les conclusions basées sur les observations systématiques de l'année 1954.

Les échantillons du littoral étaient prelévés toujours au même endroit, à l'aide d'un filet en forme de cône, fait de gaze nº 9. Cette épaisseur du filet paraît tout à fait suffisante, car parmi les échantillons recueillis se trouvaient, en assez grande quantité, des spécimens d'espèces les plus menues (p.ex. du genre *Alonella*). Le diamètre du cône à sa base était de 16 cm, sa hauteur était de 24 cm. Je tâchais toujours de prendre un échantillon aussi abondant que possible, ce qui était d'importance primordiale pour la quantité d'espèces qu'on y trouvait. Suivant le niveau de l'eau, la pêche était faite plus ou moins près du rivage, le plus souvent à la profondeur de 20—30 cm, parmi de nombreuses tiges de *Glyceria* sp., *Sparganium* sp., *Scirpus lacustris* et autres plantes. Le but des courants et des tourbillons provoqués à dessein, ainsi que celui du filtrage rapide de l'eau à travers le filet était de détacher les formes épiphytiques et d'empêcher la fuite des organismes planctoniques plus grands et plus agiles. Le fait que dans ces échantillons-là je trouvais souvent *Hydra* sp. prouve que ce premier but fut atteint. Le plus souvent je fixais immédiatement le tout en ajoutant quelques ccm de formol à 40%.

Le plancton de la région pélagique était chaque fois pris suivant deux méthodes, l'une pour l'analyse qualitative et l'autre pour l'analyse quantitative. La première méthode consistait à traîner, derrière le canot, le filet muni d'un récipient. Le filet était traîné tout le long de l'étang au-dessus de la rigole centrale, d'un moine à l'autre, en laissant de côté la végétation immergée. Le but de cette méthode était d'attraper les représentants d'une aussi grande quantité que possible d'espèces peuplant la région d'eau libre. L'entrée du filet avait 21 cm de diamètre, sa longueur était de 36 cm. L'entrée du filet était protégée par un collet en toile, rétréci en haut, qui empêchait l'action des courants rétrogrades pendant le filtrage de l'eau. Une telle prise d'échantillons permet d'éviter, autant que possible, la capture des espèces qui habitent le littoral ce qui est inévitable si l'on jette le filet du rivage.

Pour récolter les échantillons destinés à l'analyse quantitative, je me servais du chercheur de Wowk (Kiselev 1950) contenant environ 8 litres, monté sur un bâton. Chaque fois je puisais l'eau à cinq reprises à la profondeur de 50 cm environ, provoquant des tourbillons afin d'unifier en quelque sorte la dispersion du plancton. Ces échantillons étaient toujours pris dans la région la plus profonde de l'étang, c'est-à-dire devant le moine de vidange, toujours du canot. Chaque échantillon représentait le plancton contenu dans 40 litres d'eau.

Afin de compter les Cladocères qui s'y trouvaient, je versais l'échantillon, en rejetant le surplus de l'eau, dans un récipient rectangulaire dont le fond, d'une superficie de 10 cm², était divisé en carrés de 1 cm² chacun. Lorsque le plancton était reparti de façon plus ou moins uniforme sur toute la superficie du fond, je comptais les formes apparaissant en masse sur deux carrés d'un cm² chacun, éloignés l'un de l'autre, et en multipliais ensuite le total par 5. Les individus des espèces plus rares étaient comptés directement dans l'échantillon entier. Si les organismes du plancton apparaissaient dans une telle quantité qu'il devenait impossible de les compter dans la couche épaisse qui couvrait le fond du récipient, j'ajoutais de l'eau puis je partageais, dans un cylindre calibré, l'échantillon soit par moitié, soit en plusieurs parties égales, dont une était calculée suivant la façon indiquée ci-dessus, appliquant un multiplicateur proportionnellement plus grand. Pour les diagrammes présentés dans la suite de ce travail, la quantité obtenue de cette manière était calculée pour un mètre cube d'eau.

La température de l'air était prise à l'ombre, à l'aide d'un thermomètre à précision jusqu'à 0,1° C.

Le même thermomètre, fixé dans un récipient, servait pour mesurer la température de l'eau. La mesure était prise près du fond, à l'endroit le plus profond de l'étang Pięciomorgowy (A).

Les mesures étaient faites entre 8 h. et 9 h. du matin.

Le pH était indiqué suivant la méthode colorimétrique, précision jusqu'à 0,5.

II. PHÉNOLOGIE

1. Index des espèces trouvées

Un des problèmes fondamentaux dans les publications concernant les Cladocères, est la période d'apparition des mâles et la production d'oeufs durables. Ces périodes sont généralement appelées «périodes de reproduction sexuelle», et les individus qui y participent «formes sexuelles». Cependant, comme la parthénogènèse est une forme de reproduction sexuelle, il est injuste de considérer les femelles parthénogènetiques comme différentes des femelles sexuelles, ce que mentionne aussi WESENBERG-LUND (1931).

Donc, pour éviter cette nomenclature peu précise, je me servirai, pour désigner les formes qui prennent part à la production d'oeufs durables, de la dénomination (d'après HARTMANN 1934): «formes génératives bisexuelles» et, par conséquent, «période de reproduction bisexuelle». Il paraît cependant que la dénomination «cycle sexuel» est par elle-même inexacte. Je m'en sers pour désigner la période de reproduction parthénogenétique se terminant par la reproduction bisexuelle.

La grande variabilité des conditions qui régnent dans les étangs n'est pas sans influencer l'apparition des Cladocères dans le plancton des régions littorale et d'eau libre. Cette astatique se laisse mieux observer lors de l'analyse quantitative, cependant, rien qu'en passant en revue les échantillons qualitatifs, l'on croit apercevoir un chaos dans l'apparition de différentes espèces, surtout celles dont les représentants sont moins nombreux, apparaissant et disparaissant dans l'échantillon à intervalles parfois irréguliers. Ce n'est que lorsque les résultats de l'analyse qualitative sont réunis dans un relevé de l'apparition de diverses espèces qu'on aperçoit plusieurs régularités intéressantes.

Dans la région d'eau libre et le littoral des trois étangs étudiés de la ferme Sarnów, j'ai constaté, au cours de la saison d'engraissement 1954, l'apparition de 41 espèces de Cladocères:

1. *Sida crystallina* (O. F. MÜLLER)
2. *Diaphanosoma brachyurum* (LIÉVIN)
3. *Daphnia pulex* (DE GEER)
4. *Daphnia longispina* (O. F. MÜLLER)
5. *Scapholeberis mucronata* (O. F. MÜLLER)
6. *Simocephalus vetulus* (O. F. MÜLLER)
7. *Ceriodaphnia reticulata* (JURINE)
8. *Ceriodaphnia megops* G. O. SARS
9. *Ceriodaphnia pulchella* G. O. SARS
10. *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. MÜLLER)

11. *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg
12. *Ceriodaphnia setosa* Matile
13. *Ceriodaphnia laticaudata* P. E. Müller
14. *Ceriodaphnia rotunda* G. O. Sars
15. *Bosmina longirostris* (O. F. Müller)
16. *Lathonura rectirostris* (O. F. Müller)
17. *Macrothrix laticornis* (Jurine)
18. *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller)
19. *Camptocercus rectirostris* (Schoedler)
20. *Camptocercus lilljeborgi* Schoedler
21. *Acroperus harpae* Baird
22. *Alona quadrangularis* (O. F. Müller)
23. *Alona affinis* (Leydig)
24. *Alona costata* G. O. Sars
25. *Alona guttata* G. O. Sars
26. *Alona tenuicaudis* G. O. Sars
27. *Alona intermedia* G. O. Sars
28. *Alona rectangula* G. O. Sars
29. *Leydigia leydigii* (Schoedler)
30. *Leydigia acanthocercoides* (Fischer)
31. *Graptoleberis testudinaria* (Fischer)
32. *Alonella excisa* (Fischer)
33. *Alonella exigua* (Lilljeborg)
34. *Peracantha truncata* (O. F. Müller)
35. *Pleuroxus laevis* G. O. Sars
36. *Pleuroxus trigonellus* (O. F. Müller)
37. *Pleuroxus uncinatus* Baird
38. *Pleuroxus aduncus* (Jurine)
39. *Chydorus globosus* Baird
40. *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller)
41. *Polyphemus pediculus* (L.)[1])

Je me suis trouvé d'accord, en dressant cette liste, avec le point de vue de Jerzmańska (1956) qui s'abstient, en de tels cas, de citer les unités au-dessous de l'espèce. Aux motifs, présentés par cet auteur, je peux ajouter que, pour ma part, non seulement la variabilité locale et individuelle de *Daphnia longispina*, mais en général l'énorme diversité morphologique des Cladocères qui vivent dans les étangs et leur facilité à plier à l'influence probable des modifications du milieu — met en doute l'utilite de faire entrer ces phénomènes - là dans les cadres d'une systématique intraspécifique statique. Pour faciliter l'orientation, je citerai les noms de certaines variétés et de certaines formes lorsque je m'occuperai de considérations morphologiques et systématiques.

Parmi les travaux, dont j'ai pris connaissance et qui concernent, entre autres, les Cladocères des étangs à poissons, seul l'ouvrage de Jerzmańska (1956) contient une liste aussi étendue d'espèces trouvées (également 41). Il est possible qu'un beaucoup plus petit nombre d'espèces citées par les autres auteurs (exception faite de Kreutner 1934 et Płachecki 1956 qui citent plus de 30 espèces) — ne peut pas être attribué à la pauvreté de la faune des étangs en général. Bien au contraire, je crois, que malgré l'opinion de certains spécialistes, la faune des étangs, au moins de ceux du type *Anabaena — Aphanizomenon* (Weimann 1938) est très riche, du point de vue qualitatif et quantitatif. En ce qui concerne p. ex. les rotifères des étangs de Żeromin, mon opinion se trouve confirmée dans le travail de Kulamowicz (1956), qui énumère, se basant sur une analyse détaillée, plusieurs espèces nouvelles même pour la Pologne.

Je présente ci-dessous les tables montrant l'apparition de Cladocères dans chacun des trois étangs étudiés. Comme on le verra, dans les étangs Pięciomorgowy (A) et Ośmiomorgowy I (B) il a été trouvé, dans chacun de ces deux étangs, 36 espèces, tandis que dans le Ośmiomorgowy II (C) — 33. Les trois étangs ont 27 espèces en commun, tandis que les autres 14 seulement ont été aperçues dans un réservoir ou deux.

Les ronds blancs présents dans les tables signifient, que ce jour-là (les dates des pêches sont indiquées dans les rubriques verticales) — l'espèce à été trouvée exclusivement dans la région d'eau libre. Les ronds noirs signifient, que l'espèce a été trouvée seulement dans l'échantillon du littoral. Si le rond se compose de deux parties: noire et blanche, cela signifie, que l'espèce a éte trouvée le même jour dans les deux milieux.

[1]) Dans les échantillons des années précédentes, j'ai constaté également l'apparition, très peu nombreuse, d'*Alonella nana* (Baird) cependant, au cours de la saison dont il est question, cette espèce n'a pas éte aperçue du tout. Etant donnée la pauvreté de données physiographiques pour ces régions, je pense que la liste ci-dessus n'est pas à cet égard sans importance.

Table 1 A

Étang Pięciomorgowy	4.4.	15.4.	28.4.	7.5.	15.5.	26.5.	2.6.	14.6.	25.6.	6.7.	15.7.	24.7.	2.8.	12.8.	25.8.	2.9.	17.9.	2.10.	13.10.
1. *Sida crystallina*										◑			●		●	●	●		
2. *Diaphanosoma brachyurum*					●		●	◑	◑	◑	○	●		○	○				
3. *Daphnia pulex*						○	○					○	○		○	○	○	○	○
4. *Daphnia longispina*	◑	○	○	◑	◑	○	○	○	○	○	○	◑	◑	◑	◑	◑	○	◑	○
5. *Scapholeberis mucronata*			●	●	●	●	●		●		●	●	●		○		●	●	●
6. *Simocephalus vetulus*	●	●		○	●				●		●	●	●	●		◑	●		
7. *Ceriodaphnia reticulata*		●	●	●	●			●	●	●	●	●	●	●	◑	◑	◑	◑	○
8. *Ceriodaphnia megops*		◑	●	●	●	●	●			●	●	●		●	●	●	◑	●	
9. *Ceriodaphnia pulchella*		●		●											○	○	○		○
10. *Ceriodaphnia quadrangula*			○	○	●	●	●	○	◑	◑		○		●		●	◑	○	○
11. *Ceriodaphnia affinis*			◑		●	●			●		●	○	●	●					
12. *Ceriodaphnia setosa*											●	◑	●	○					
13. *(Ceriodaphnia laticaudata)*																			
14. *Ceriodaphnia rotunda*															●	●			
15. *Bosmina longirostris*	○	○	○	◑	◑	◑		○		○	○	○						○	
16. *Lathonura rectirostris*								●			●	●	●	●	●	●	◑	●	
17. *Macrothrix laticornis*								○											
18. *Eurycercus lamellatus*					●	●	●	●	●			●	●		○				
19. *Camptocercus rectirostris*															●	●			
20. *Camptocercus lilljeborgi*													●	●	●	●			
21. *Acroperus harpae*		●	●	●		○		●	●	◑	●	●		●		●	◑	●	●
22. *Alona quadrangularis*														●		○			
23. *Alona affinis*													●						
24. *Alona costata*				●					●				●			●			
25. *(Alona guttata)*																			
26. *Alona tenuicaudis*													●						
27. *Alona intermedia*															●	●			
28. *(Alona rectangula)*																			
29. *Leydigia leydigii*	●							○			●						●		○
30. *(Leydigia acanthocercoides)*																			
31. *Graptoleberis testudinaria*								○		○									
32. *Alonella excisa*			○		○			●											
33. *Alonella exigua*									●	◑	◑	●	◑	◑	●	●	●		
34. *Peracantha truncata*																			●
35. *Pleuroxus laevis*											●	●	●	●	●	●			
36. *Pleuroxus trigonellus*																●			
37. *Pleuroxus uncinatus*								○											
38. *(Pleuroxus aduncus)*																			
39. *Chydorus globosus*													●						
40. *Chydorus sphaericus*	●				◑	●		◑	●	○	●	●	●	○	○	○	◑	○	○
41. *Polyphemus pediculus*		●	●	◑	◑	◑	○	◑	◑	○	●		●					●	●

Table 2 **B**

Étang Ośmiomorgowy I	4.4.	15.4.	28.4.	7.5.	15.5.	26.5.	2.6.	14.6.	25.6.	6.7.	15.7.	24.7.	2.8.	12.8.	25.8.	2.9.	17.9.	2.10.	13.10.
1. *Sida crystallina*															●	○	●	●	●
2. *Diaphanosoma brachyurum*								○	◑	◑	◑	◑	◑	◑	○	○		○	
3. *Daphnia pulex*	○		○		○	○	○	○	○		○	○	○	○	○	○	○	○	
4. *Daphnia longispina*	◑	○	○	○	◑	○	○	○	○	○	○	○	◑	◑	◑	◑	◑	○	◑
5. *Scapholeberis mucronata*		●	●	●		●	●	○	●	●									
6. *Simocephalus vetulus*	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		●			
7. *Ceriodaphnia reticulata*	●	◑	●	●	●	●		○	●		●	●	◑	◑	◑	◑	◑		○
8. *Ceriodaphnia megops*	○	●	●	●	●			○		●		◑	◑	●	●	●	●		
9. *Ceriodaphnia pulchella*			●	○					●		●	○			○	◑	○	◑	◑
10. *Ceriodaphnia quadrangula*	◑	○						○	○	◑	◑		○	◑	◑	●	◑	●	
11. *Ceriodaphnia affinis*		◑						○	◑							●			
12. *Ceriodaphnia setosa*													●	○				◑	
13. *Ceriodaphnia laticaudata*							●												
14. *(Ceriodaphnia rotunda)*																			
15. *Bosmina longirostris*	○	○	○	◑	○	○		○	○	○	◑	○			○	○	○	◑	○
16. *Lathonura rectirostris*	●	●	●	●				●		●	●	●	●	●	●				
17. *(Macrothrix laticornis)*																			
18. *Eurycercus lamellatus*	●	●	●	●	●	●		○			●	●	●	●					
19. *Camptocercus rectirostris*		●							●							●			
20. *Camptocercus lilljeborgi*												●	●			●			
21. *Acroperus harpae*	●	●	●	●	●	●	●	◑		●	●	●	●	●	●	●			●
22. *Alona quadrangularis*								●	○							●			
23. *Alona affinis*																●			
24. *Alona costata*								○						●	●				●
25. *Alona guttata*							●												
26. *Alona tenuicaudis*													●						
27. *(Alona intermedia)*																			
28. *Alona rectangula*								○											
29. *(Leydigia leydigii)*																			
30. *Leydigia acanthocercoides*					○														
31. *Graptoleberis testudinaria*																●			
32. *Alonella excisa*		●	●	◑	●	●	●	●	●							●			
33. *Alonella exigua*		●	●		◑	●	●	◑	●	◑	●	●	●		●	●	●		
34. *Peracantha truncata*						●		●			●	●		●	●	●	●		●
35. *Pleuroxus laevis*								●			●	●	●			●			
36 *Pleuroxus trigonellus*					●	●													
37 *Pleuroxus uncinatus*																●	●	●	●
38. *Pleuroxus aduncus*		●	●	●	●														
39. *(Chydorus globosus)*																			
40. *Chydorus sphaericus*	●	●	●		○		○	◑	◑	○	○	●	◑	◑	○				
41. *Polyphemus pediculus*				○	◑	◑	◑	◑		◑	◑	●	●				●		

Table 3

C

Étang Ośmiomorgowy II	4.4.	15.4.	28.4.	7.5.	15.5.	26.5.	2.6.	14.6.	25.6.	6.7.	15.7.	24.7.	2.8.	12.8.	25.8.	2.9.	17.9.	2.10.	13.10.
1. *Sida crystallina*									○				●			●	●		○
2. *Diaphanosoma brachyurum*								○	○	○	◑	○	○		◑	◑			
3. *Daphnia pulex*	○	○	○	○	○	○	○	○			○	○	○	○	○		○	○	○
4. *Daphnia longispina*	◑	○	○	◑	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	◑	◑	○
5. *Scapholeberis mucronata*		●	○		●			●	●	●	●	●		●	●	●	●	●	○
6. *Simocephalus vetulus*	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●						
7. *Ceriodaphnia reticulata*			●	●	●	●			●	●	◑	●	○	◑	○	◑	○	○	○
8. *Ceriodaphnia megops*												○		◑	●	●	●		
9. *Ceriodaphnia pulchella*		○								○	○	○	○	○	○	○	◑	○	
10. *Ceriodaphnia quadrangula*	○	○						○	◑	○	◑	○	○		○	○	●		
11. *Ceriodaphnia affinis*		○	○						●	◑				○	○				○
12. *Ceriodaphnia setosa*												○	○	○		○	○		
13. *Ceriodaphnia laticaudata*								●											
14. *Ceriodaphnia rotunda*												●							
15. *Bosmina longirostris*	○	○	◑		○			○				○			○	○	◑	○	○
16. *Lathonura rectirostris*		●	●				●	●				●	●						
17. *(Macrothrix laticornis)*																			
18. *Eurycercus lamellatus*	●	●			●				◑		◑	●							
19. *Camptocercus rectirostris*		○					●						●					●	
20. *Camptocercus lilljeborgi*												●			●				
21. *Acroperus harpae*		●	●	●	●	●	●	●	◑	●	◑	●	●	●	●	●			●
22. *(Alona quadrangularis)*																			
23. *Alona affinis*														●					
24. *Alona costata*									●										
25. *Alona guttata*													●						
26. *Alona tenuicaudis*											●								
27. *Alona intermedia*																●			
28. *Alona rectangula*								●											
29. *(Leydigia leydigii)*																			
30. *(Leydigia acanthocercoides)*																			
31. *(Graptoleberis testudinaria)*																			
32. *Alonella excisa*			●			●		●	●			●							
33. *Alonella exigua*		●		●	●		●	◑	●		●	●	●			●	●	●	
34. *(Peracantha truncata)*																			
35. *Pleuroxus laevis*						●		●	●		●	●							
36. *(Pleuroxus trigonellus)*																			
37. *Pleuroxus uncinatus*														●		●	●	●	●
38. *Pleuroxus aduncus*						●													
39. *(Chydorus globosus)*																			
40. *Chydorus sphaericus*	●	●	●	●	●		●	◑	◑	◑	◑	◑	●		●	●			●
41. *Polyphemus pediculus*							◑	◑	◑	○	●	●			●	●			

2. Observations détaillées sur les différentes espèces

A. Étang Pięciomorgowy (Tab. 1).
B. Étang Ośmiomorgowy I (Tab. 2).
C. Étang Ośmiomorgowy II (Tab. 3).

La proportion en chiffres, citée chaque fois que je nomme un étang, indique combien de fois, au cours de la saison, l'espèce en question a éte trouvée dans la région pélagique (premier chiffre) et dans celle du littoral (second chiffre). Le total des deux chiffres correspond au total des captures de cette forme pendant la période de recherches.

1. *Sida crystallina.* Le plus souvent dans le littoral, VIII—IX. Pas d'oeufs durables.
   Étang A. 1 : 5. Apparait: 6. VII—17. IX, surtout littoral, seulement indiv. isolés.
   B. 1 : 4. Apparait: 25. VIII—2. IX, littoral, plus tard seulement eau libre. Le 17. IX elle atteint une grande taille, dans sa chambre incubatrique jusqu'à 11 oeufs. Le 2. X seulement 2 indiv.
   C. 2 : 3. Apparait déjà le 25. VI, littoral, ensuite le 2. VIII, 2. IX, 17. IX. Le 13. X seulement eau libre.
2. *Diaphanosoma brachyurum.* Typique forme d'été. Très souvent apparaît simultanément dans le littoral et dans la région d'eau libre, plus rarement seulement eau libre, parfois (Pięciomorgowy, A) uniquement dans le littoral. Fin du VI et début du VII — maximum dans le A et B. Dans le C elle parait affectionner spécialement la région d'eau libre. Pas de reproduction bisexuelle.
   Étang A. 6 : 6. Apparaît déjà le 15. V. Le 14. VI — espèce une des plus nombreuses, maximum — VII. Le 6. VII eau libre — sousdominant après *Daphnia longispina.* Apparaît régulièrement jusqu'au 24. VII. Le 12 et 25. VIII seulement indiv. isolés, rég. d'eau libre.
   B. 10 : 6. Apparaît 14. VI (eau libre)[1]) — 12. VIII (eau libre et littoral), seulement fin VI un peu plus nombreuse. Fin VIII—IX seulement eau libre. Ici le 2. X un seul individu.
   C. 8 : 4. Apparaît 14. VI (eau libre)[1]) — 2. IX (fin VI et fin VII indiv. isolés), surtout eau libre. Pendant la fleur d'eau (Cyanophycées), le 6. VII beaucoup plus nombreuse.
3. *Daphnia pulex.* Bien que considérée comme apparaissant aux petits réservoirs et qu'ont pourrait alors s'attendre à la trouver plutôt dans la zône littorale de ces réservoirs assez grands — a éte trouvée uniquement dans la région d'eau libre. L'apparition la plus nombreuse a été aperçue: fin IV—fin V dans les étangs B et C, cependant, dans le A elle était trouvée en petit nombre. Les deux périodes où son apparition s'intensifie, sont: jusqu'à la moitié VI et (plus faiblement) — moitié VII.
   Étang A. 9 : 0. Pour la première fois seulement le 26. V, déjà nombreuses ♀♀ à éphippies et parthénogénétiques. Depuis 2. VI seulement ♀♀ parthén. Depuis le 24. VII apparaît régulièrement, sans éph., depuis 17. IX indiv. isolés.
   B. 15 : 0. En IV rare, indiv. adultes, chambres incub. vides. Les ♀♀ à éph. depuis le 15. V. Le 2. VI forme assez nombreuse, la plus nombreuse le 26. V. Le 2. VIII ♀♀ à éph., le 2. X indiv. isolés.
   C. 16 : 0. Apparaît dans les échantillons très régulièrement, 28. IV—26. V sousdominant parmi les Cladocères, quoique encore le 15. IV un seul individu fut attrapé. Les ♀♀ à éph.: 15. V—14. VI, ensuite seulement le 13. X.
4. *Daphnia longispina.* Apparaît dans tous les échantillons d'eau libre des trois étangs, parfois aussi du littoral, surtout au comble de l'été et vers l'automne, ceci le plus rarement dans l'étang C. Les ♂♂ et les ♀♀ à éph. pendant 2 et même 3 périodes (mais ce ne sont pas des periodes de l'accroissement de la population), à savoir: 15. V—14. VI, fin VII — fin VIII et en X. Jusqu'au 15. V on peut observer le développement de la 1ère génération éclose d'oeufs durables, plus tard les limites entre les générations deviennent difficiles à saisir, probablement par suite de la diversité des rhythmes de la réproduction parthénogenétique et alors du manque de synchronisme dans le développement et dans la croissance (diversité des conditions dans l'espace).

[1]) Réstriction expliquée page 236, e. l.

Étang A. 19 : 9. Début du IV — indiv. jeunes, le 28. IV nombreuses ♀♀ dans l'eau libre, porteuses de 7—14 oeufs parthén. Début V nombreuses ♀♀ partén., le 15. V et 14. VI ♀♀ à éph. et ♂♂. Fin V — indiv. de diverse taille. Le 2. VI—6. VII dominant parmi les Cladocères. Depuis 24. VII de nouveau ♀♀ à éph. peu régulièrement. Le 17. IX dans les chambres incub. jusqu'à 17 oeufs.

B. 19 : 7. Apparaît déjà le 4. IV, assez nombreuse. Le 28. IV indiv. mûres, porteuses jusqu'à 50 oeufs, mais en majorité jeunes. Le 7. V apparition en masse (dominant parmi les Cladocères). Il parait, que le 26. V on observe simultanément trois générations, dont la moyenne commence la reproduction parthénogénétique; la 1ère génération commence à disparaître déjà, mais le chiffre de la population augmente. Les ♀♀ à éph. seulement le 2. VI, mais dans les échantillons suivants — les ♂♂. La 1ère moitié de VII — apparition très peu nombreuse et seulement dans la région d'eau libre. Le 2. VIII et le 12. VIII de nouveau la reproduction bisexuelle, le même en X.

C. 19 : 4. Le 4. IV petit nombre, indiv. jeunes, le 15. IV beaucoup d'indiv. adultes. Le 28. IV — espèce dominante parmi les Cladocères, les ♀♀ porteuses de nombreux embryons (jusqu'à 35). En V peu d'individus. Dans cette période, dans la partie dorsale des embryons on voit 3—4 boules jaunes (probablement les substances nutritives). Les ♀♀ a éph.: 26. V et 2. VI (1 indiv.), ensuite 2—25. VIII, et en X.

5. *Scapholeberis mucronata.* A partir de 15. IV apparaît assez régulièrement, dans les étangs A et C jusqu'au X, presque uniquement dans le littoral. Pendant les périodes d'apparitions plus nombreuses on voit les ♀♀ à éph.: II moitié VII et début VIII, fin IX et début X. Ces périodes ne sont bien visibles qu'à l'étang A. Jusqu'à 14. VI seulement indiv. isolés.

Étang A. 1 : 12. 28. IV—2. VI indiv. isolés; le 2. VIII, 17. IX et 2. X ♀♀ à éph.

B. 1 : 7. Apparitions pas nombreuses, 15. IV—6. VII, pas de reproduction bisexuelle.

C. 1 : 13. Le 15. IV jeunes indiv. isolés; 14. VI—24. VII apparition régulière, mais seulement le 24. VII en grand nombre. Les ♀♀ à éph. le 15 et 24. VII. Ensuite 12. VIII—13. X (sans éph.). Le 17. IX un indiv. adulte et de nombreux jeunes.

6. *Simocephalus vetulus.* Presque uniquement dans le littoral (exception: 2 fois dans le A), déjà le premier jour de recherches, le 4. IV. Dans le A son apparition est la moins régulière, mais dure le plus longtemps, jusqu'à 17. IX. Espéce une des plus nombreuses au début du printemps. La reproduction bisexuelle observée seulement dans le C, fin VII, début VIII, le chiffre d'individus étant assez élevé.

Étang A. 2 : 10. Déjà au début du IV nombreux indiv. jeunes — les seules Cladocères en littoral. Le 15. IV mûrissent, mais leurs chambres incub. restent vides. L'apparence la plus régulière: 15. VII—12. VIII. Le 17. IX la dernière fois, par des indiv. isolés. Pas de ♀♀ é éph. dans les échantillons.

B. 0 : 15. Déjà le 4. IV indiv. adultes qui se sont développés probablement sous la glace. Les oeufs parthén. apparaissent le 28. IV; le 7. V. — espèce dominante parmi les Cladocères du littoral. Apparition très régulière jusqu'au 12. VIII, ensuite le 2. IX. Pas de ♀♀ à éph.

C. 0 : 13. Apparition la plus régulière et la plus nombreuse, bien que sa durée est la plus courte (jusqu'au 2. VIII). Déjà le 15. IV indiv. jeunes et adultes, ce qui indiquerait un développement inégal d'oeufs durables, soit la maturité et la reproduction des ♀♀ pendant la période précédente. Fin IV et début V indiv. nombreux, le 2. VI espèce dominante parmi les Cladocères du littoral, le même le 24. VII. Le 15. et 24. VII ♀♀ à éph., cette dernière date beaucoup d'individus.

7. *Ceriodaphnia reticulata.* Forme plutôt littorale, bien qu'à partir de 2. VIII apparaît aussi régulièrement dans la région de l'eau libre. C'est dans le C, qu'elle accuse le plus grand penchant à vivre dans cette région. Dans les trois étangs elle disparait successivement, 26. V—14. VI. Cette période n'est pas précédée par l'apparition des ♀♀ à éph., qui apparaissent irrégulièrement, seulement à partir du 15. VII, et seulement dans A et B. Il paraît impossible d'indiquer ici la quantité des cycles sexuels.

Étang A. 5 : 15. Première période d'apparition peu nombreuse: 15. IV—15. V, ensuite 14. VI—X. Le 17. IX popul. assez nombreuse. Les ♀♀ à éph.: 15. VII, 12. VIII, et à partir de 17. IX.

B. 8 : 14. Deux périodes d'apparition distinctes, la troisième est très courte: 4. IV (indiv. jeunes) — 26. V, 14—25. VI et 15. VII—17. IX. Le 24. VII (beaucoup de ♀♀ adultes), le 12. VIII, 2. IX et le 17. IX les ♀♀ à éph. Le 13. X un seul ind., eau libre.

C. 8 : 10. Apparaît déjà le 28. IV en grand nombre; dans le littoral cette espèce est la plus nombreuse parmi les *Ceriodaphnia*, seulement les ♀♀ parthénog., ainsi que le 7. V. Le 26. V — fin de la première période d'apparition. La seconde: 25. VI—X. D'abord seulement dans le littoral (le 24. VII en assez grand nombre), ensuite. passe dans la région d'eau libre. Pas de ♀♀ à éphip.

8. *Ceriodaphnia megops.* Espèce plutôt littorale, dans le A apparait le plus rarement dans l'eau libre. Aussi deux périodes d'appar. IV—V et VIII—X; la troisième, peu distincte, pour chaque étang autre, mais pendant VI et VII. Les rares ♀♀ à éph. — en VIII.

Étang A. 2 : 14. Le nombre des indiv. dans les échantillons très variable. Le 15. IV déjà l'espèce devient la plus nombreuse parmi les *Ceriodaphnia*. Le 28. IV un seul indiv. à chambre incub. vide. Le 2. VI de nouveau des indiv. nombr. Ensuite apparaît: 6—24. VII et 12. VIII—2. X. Le 12. VIII les ♀♀ à éph.

B. 4 : 11. Apparaît: 4. IV (indiv. jeunes) — 15. V, ensuite le 14. VI[1]), le 6. VII et 24. VII—17. IX (app. nombreuse). Les ♀♀ à éph. seulement pendant l'apparition nombreuse, le 25. VIII.

C. 2 : 4. Apparaît le 24. VII, eau libre, ensuite 12. VIII—17. IX, presque uniquement littoral. Le 25. VIII app. nombreuse, aussi les ♀♀ à éph. Unique espèce du genre *Ceriodaphnia*, qui apparaît dans cette époque seulement dans le littoral (même en assez grand nombre).

9. *Ceriodaphnia pulchella.* Apparition dans l'eau libre beaucoup plus fréquente, dans le C presque uniquement. Périodes d'apparition: II moitié de IV — début V, fin VI — I moitié de VII (seulement dans le C), et à partir du 15. VIII. Les ♀♀ à éph. à partir de 17. IX.

Étang A. 4 : 2. Le 15. IV et le 7. V littoral, à partir de 25. VIII eau libre. Les ♀♀ à éph. le 13. X.

B. 7 : 6. Le 28. IV et le 7. V appar. peu nombreuse, chambres incub. vides. Ensuite 25. VI—24. VII. Période d'appar. la plus distincte: 25. VIII—13. X, le 17. IX indiv. nombreux. A partir de 17. IX les ♀♀ à éph.

C. 10 : 1. Apparaît: le 15. IV, ensuite 6. VII (♀♀ a embr.) — 2. X (assez nombr.), presque exclusivement eau libre. Les ♀♀ à éph. seulement le 17. IX.

10. *Ceriodaphnia quadrangula.* Espèce un peu plus littorale que la précédente, mais comme les autres, dans le C prend le caractère de la forme d'eau libre. Deux périodes d'apparition peu distinctes, dans chaque étang à une autre époque. Surtout dans le A les périodes d'apparition nombreuse correspondent à celles de la reproduction bisexuelle.

Étang A. 9 : 8. Apparaît: 28. IV—6. VII (le 26. V un ♂, et le 14. VI les ♀♀ à éph.), 2. VII, 12. VIII, ensuite 2. IX—13. X (♀♀ à éph.).

B. 10 : 8. Apparaît le 4 et 15. IV, 14. VI—15. VII (le 25. VI une ♀ à éph.), et 2. VIII—2. IX (à cette date un ♂).

C. 10 : 3. Le 4 et le 15. IV seulement eau libre. Ensuite 14. VI—17. IX, sauf le 12. VIII. Le 25. VI les ♀♀ à éph. le 6. VII les ♂♂.

11. *Ceriodaphnia affinis.* Forme plutôt littorale, le moins dans le C. Apparaît pendant 3 périodes, les plus distinctes dans le C, le moins dans le A: II moitié du IV, fin VI — début VII, fin VII et le VIII, enfin dans le C éventuellement le X. Les ♀♀ à éph. et les ♂♂ très rares, mais pendant toutes les périodes d'apparition.

Étang A. 2 : 7. Le 28. IV indiv. isolés, les ♀♀ à embr. et un ♂. Ensuite l'app. des ♀♀: II moitié du V, le 25. VI (jeunes), et 15. VII—12. VIII.

---

[1]) voir p. 236, e. l.

B. 3 : 3. Apparaît le 15. IV, 14. VI (indiv. nombreux) et le 25. VI (♀♀ à éph. et les ♂♂). Le 2. IX ♀♀ adultes, dans leurs chambres incub. jusqu'à 3 embr.

C. 6 : 2. Trois périodes d'apparition: II moitié du IV, le 25. VI et 6. VII, enfin le 12 et le 25. VIII. Ensuite seulement le 13. X, mais avec un ♂. Les ♀♀ à éph. seulement le 6. VII.

12. *Ceriodaphnia setosa.* Cette rare espèce (JOHNSON 1951) a une courte période d'apparition: moitié VII — début X, quoique fin VII et début VIII le nombre d'individus soit assez grand. Dans le A plutôt dans le littoral, dans le B litt. et eau libre, dans le C seulement eau libre. Pas de ♀♀ à éph. ni des ♂♂.

Étang A. 2 : 3. Apparaît: 15. VII (indiv. jeunes) — 12. VIII (♀♀ à embryons); le 24. VII apparition nombreuse.

B. 2 : 2. Seulement le 2. VIII, 12. VIII et le 2. X.

C. 5 : 0. Le 24. VII et 2. VIII appar. nombreuse; ensuite jusqu'à 17. IX.

13. *Ceriodaphnia laticaudata.* Espèce rare, observé ici seulement dans le littoral, uniquement les ♀♀ parthén.

Étang B. Le 2. VI.

C. Le 14. VI.

14. *Ceriodaphnia rotunda.* Apparaît dans les échantillons du littoral, seulement les ♀♀ parthénog.

Étang A. Le 25. VIII et le 2. IX.

C. Le 24. VII.

15. *Bosmina longirostris.* La plus numbreuse espèce des Cladocères dans ces étangs. Dans le B et C surtout eau libre, trois périodes d'apparition peu distinctes: jusqu'au 26. V, moitié VI — fin VII, et à partir du 25. VIII. Apparition la plus nombreuse et les périodes les plus distinctes dans le B; dans le C (appar. la plus pauvre) on peut distinguer seulement la I et III périodes. Les ♀♀ à éph.: dans A et B II moitié du VII et en IX—X; dans le C seulement en automne.

Étang A. 11 : 3. Le 4. IV indiv. isolés jeunes, le 15. IV surtout les ♀♀ adultes à oeufs parthén. Le 28. IV les chambres incub. pour la plupart vides. Le 7. V appar. nombreuse. 26. V indiv. isolés. Ensuite: 14. VI, 6—24. VII (indiv. isolés) et le 2. X. Les ♀♀ à éph.: 15. VII et 2. X.

B. 16 : 3. Déjà le 4. IV, eau libre, appar. nombreuse, le 15. IV espèce dominante parmi les Cladocères. Le 28. IV les chambres incub. sont vides. Jusqu'au 26. V appar. nombreuse. La seconde période d'apparition: 14. VI—24. VII (à cette date appar. nombreuse, les ♀♀ à éph.: 17. et 19. VII); la troisième: 25. VIII—13. X: les ♀♀ à éph. le 17. IX, le 2. X appar. nombreuse (désaccord avec les résultats de l'analyse quantitative).

C. 11 : 2. Apparait 4. IV (indiv. jeunes) — 28. IV (indiv. isolés, ensuite sporadiquement: 15. V, 14. VI et 24. VII. La seconde période d'apparition: 25. VIII—3. X. Le 2. X appar. en masse. Les ♀♀ à éph. seulement 17. IX—13. X.

16. *Lathonura rectirostris.* Presque uniquement dans le littoral (à part le 17. IX dans le A), mais dans chacun des étangs à une autre époque. Dans le A une période d'appar., dans le B — deux, dans le C — trois. La dernière période est commune pour tous les trois étangs: fin VII — début VIII. Pas de ♀♀ à éph. ni de ♂♂.

Étang A. 1 : 9. Apparaît le 14. VI, 15. VII—2. X, en petit nombre, seulement le 12. VIII appar. assez nombreuse.

B. 0 : 11. Apparaît: 4. IV—7. V (♀♀ à embr.), 14. VI, 6. VII—25. VIII; le 15. VII en assez grand nombre.

C. Appar. assez nombreuse: 15—28. IV, 2—14. VI, le 24. VII et le 2. VIII.

17. *Macrothrix laticornis.* L'unique individu fut attrapé le 14. VI, étang A, eau libre[1]) (♀).

18. *Eurycercus lamellatus.* Espèce plutôt littorale. Apparaît jusqu'à la moitié VIII, aux époques différentes pour chaque étang. Deux périodes d'apparition peu distinctes. Les ♀♀ à éph. seulement le 26. V dans le B.

Étang A. 1 : 7. Apparaît: 15. V—25. VI (le 14. VI appar. assez nombreuse); les indiv. isolés 24. VII, 2. et 25. VIII.

[1]) voir p. 236, e. l.

B. 1 : 10. Apparaît: 4. IV—26. V (♀♀ à éph.), le 14. VI un seul indiv., ensuite 15. VII 12. VIII.
C. 2 : 6. Appar. la moins régulière: 4 et 15. IV, 15. V, 25. VI (ind. nombreux), 15 et 24. VII.

19. *Camptocercus rectirostris.* Presque uniquement littoral (exception: le 15. IV, étang C). Apparaît rarement, en petit nombre, aux époques différentes; malgré cela on voit 1, 3 et 4 périodes d'apparition dans les étangs consécutifs[1]). Pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 0 : 2. Seulement le 25. VII et le 2. IX.
B. 0 : 3. Apparaît à intervalles régulières: le 15. IV, 25. VI et le 2. IX.
C. 1 : 3. Apparaît très régulièrement: 15. IV, 2. VI, 2. VIII et le 2. X.

20. *Camptocercus lilljeborgi.* Une seule, et même époque d'apparition dans tous les étangs: 24. VII – 2. IX, toujours littoral. Pas de ♀♀ à éph. Dans le C — la baisse des captures dans la région d'eau libre.
Étang A. 0 : 4. Apparaît: 2. VIII—2. IX en assez grand nombre, 2 fois simultanément avec l'espèce précédente.
B. 0 : 3. Apparaît: 24. VII, 2. VIII et le 2. IX.
C. 0 : 2. Apparaît: le 24. VII et le 25. VIII.

21. *Acroperus harpae.* Le plus souvent dans le littoral. Trois périodes d'apparition, visibles là, où sa fréquence est la moindre[2]) (à étang A). Les ♀♀ à éph. seulement début VIII et en X.
Étang A. 3 : 13. Apparaît: 15. IV—7. V (eau libre) et 14. VI—24. VII; le 25. VI app. nombreuse. Ensuite: 12. VIII et 2. IX—13. X. Le 17. IX app. assez nombreuse. Les ♀♀ à éph. seulement le 13. X.
B. 1 : 16. Deux longues périodes d'apparition: 4. IV—14. VI et 6. VII—2. IX. Le 28. IV et 12. VIII app. assez nombreuse. Le 13. X dernière capture isolée. Pas de ♀♀ à éph.
C. 2 : 16. Apparaît: 15. IV—2. IX et 13. X. Au comble de l'été généralement en petit nombre, le plus grand nombre le 2. VIII. Pas de ♀♀ à éph.

22. *Alona quadrangularis.* Apparaît en petit nombre 14. VI—2. IX, seulement dans A et B, presque exclusivement dans le littoral. Les ♀♀ à éph. seulement le 25. VI.
Étang A. 0 : 2. Apparaît le 12. VIII et le 2. IX, pas de ♀♀ à éph.
B. 1 : 2. Apparaît: 14 et 25. VI (♀ à éph.), et le 2. IX.

23. *Alona affinis.* Apparaît une fois dans chaque étang, 2. VIII—2. IX, littoral. Pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 2. VIII.
B. 2. IX.
C. 12. VIII.

24. *Alona costata.* Dans les trois étangs: fin VI et début VII. C'est l'espèce du genre *Alona* trouvée le plus souvent, surtout dans A. Pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 0 : 4. Quatre périodes d'apparition: 7. V, 25. VI, 2. VIII et 2. IX. Le rapprochement régulier de ces dates démontre peut-être le raccourcissement des périodes du développement.
B. 1 : 3. Trois périodes d'appar.: 14. VI, 12. et 25. VIII et le 13. X.
C. 0 : 1. Seulement le 25. VI.

25. *Alona guttata.* Trouvée seulement 2 fois, littoral. Pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 2. VI.
C. 2. VIII.

26. *Alona tenuicaudis.* Seulement 3 fois, pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 2. VIII, littoral.
B. 2. VIII, littoral.
C. 15. VII, eau libre.

---

[1]) Il est possible, que les conditions du milieu dans l'étang C, le plus eutrophisé, à ce qu'on peut juger, rendent possible une reproduction parthénogénétique plus rapide, et par conséquent augmentent la fréquence des périodes d'apparition. Cela concerne aussi p. ex. *Lathonura rectirostris.*

[2]) voir p. 237, 4.

27. *Alona intermedia.* Seulement trois fois, fin VIII, début IX, littoral, pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 25. VIII et 2. IX.
C. 2. IX.
28. *Alona rectangula.* Seulement 2 fois, pas de ♀♀ à éph.
Étang B. 14. VI eau libre[1]).
C. 14. VI, littoral.
29. *Leydigia leydigii.* Apparaît cinq fois, en A, le plus souvent littoral, pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 4. VI, littoral, 14. VI eau libre[1]), le 15. VII et 17. IX litt., 13. X eau libre.
30. *Leydigia acanthocercoides.*
Étang B. 15. V. eau libre, une ♀ partén.
31. *Graptoleberis testudinaria.* Seulement 3 fois, les ♀♀ partén.
Étang A. 14. VI et 6. VII, eau libre[1]).
B. 2. IX, littoral.
32. *Alonella excisa.* Forme du printemps et du début de l'été. Apparition est la plus régulière dans le B, le plus souvent dans le litt. en C (penchant pour un milieu riche en humus?). Pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 2 : 1. Le 28. IV, eau libre, indiv. isolés, le 15. V. eau libre, le 14. VI litt., grandes ♀♀.
B. 1 : 9. Apparaît: 15. IV—25. VI. Le 28. IV et 2. VI appar. assez nombreuse. Ensuite le 2. IX.
C. 0 : 5. Apparaît par intervalles d'un mois: 28. IV, 26. V, 14 et 25. VI, 24. VII (indiv. isolés).
33. *Alonella exigua.* Apparaît peu régulièrement, en assez grand nombre. 1, 2 et 4 périodes d'apparition dans les étangs consécutifs. Les ♀♀ à éph. et les ♂♂ — été et début de l'automne.
Étang A. 4 : 9. Apparaît: 25. VI (indiv. nombreux) — 17. IX. Le 6. VII, 12. VIII et 25. VIII les ♀♀ à éph., le 2. IX les ♂♂.
B. 3 : 14. Apparaît: 15. et 28. IV, 15. V—2. VIII, 25. VIII—17. IX. Le 14. VI les ♂♂, le 2. VIII les ♀♀ à éph.
C. 1 : 12. Quatre périodes d'apparition: 15. IV—15. V, 2.—25. VI, 15. VII—2. VIII et 2. IX—2. X. Le 14. VI les ♂♂ et les ♀♀ à éph., le 15. VII — les ♀♀ à éph.
34. *Peracantha truncata.* Presque uniquement dans le B, littoral, pas de ♀♀ à éph.
Étang A. 13. X, littoral.
B. 26. V (indiv. isolés), 14. VI, 15 et 24. VII, 2. VIII—17. IX et le 13. X.
35. *Pleuroxus laevis.* Forme d'été, le plus souvent VII et VIII, seulement littoral, les ♀♀ à éph. seulement en VII.
Étang A. 0 : 6. Apparaît 15. VII (♀♀ à éph.) — 2. IX.
B. 0 : 5. Apparaît: 14. VI, 15. VII—2. VIII et le 2. IX.
C. 0 : 15. Deux périodes d'appar. peu distinctes: 26. V—25. VI, 24. VII et le 2. VIII.
36. *Pleuroxus trigonellus.* Seulement trois fois, littoral du A et B, les ♀♀ à éph. seulement le 2. IX.
Étang A. 2. IX, ♀♀ à éph. et partén.
B. 15 et 26. V.
37. *Pleuroxus uncinatus.* Presque uniquement littoral, été, le 13. X un ♂.
Étang A. 14. VI, eau libre[1]).
B. 0 : 4. Apparaît: 2. IX—13. X (les ♀♀ chaque à un embryon).
C. 0 : 5. Apparaît presque régulièrement 12. VIII—13. X (aussi ♂). Le 2. X appar. nombreuse.
38. *Pleuroxus aduncus.* Forme de printemps tardif. Seulement littoral en B un peu plus nombreuse. Pas de ♀♀ à éph.
Étang B. 0 : 4. Apparaît: 15. IV (aux chambres incub. les oeufs) — 15. V.
C. 26. V.
39. *Chydorus globosus.* Seulement littoral, été, pas de formes bisexuelles.
Étang A. 2. VIII.
B. 2. IX.

[1]) voir p. 236, e. l.

40. *Chydorus sphaericus.* Apparaît souvent, plutôt littoral (le moins et le plus rarement dans le A). Pas nombreux; seulement une ♀ à éph., le 2. VIII.

Étang A. 9 : 9. Apparaît 4. IV et 15. IV (assez grand nombre), ensuite à partir du 14. VI. Après le VIII presque uniquement eau libre.

B. 8 : 9. Apparaît: 4. IV (♀♀ adultes), 15. IV (♀♀ à embr.), 28. IV (grand nombre), 15. V (indiv. isolés), ensuite 2. VI—25. VIII. A partir de 12. VIII — presque dans tous les échantillons d'eau libre.

C. 5 : 15. Apparition presque régulière: 4. IV (indiv. nombreux) — 2. IX, et le 13. X. Une seule ♀ à éph. le 2. VIII.

41. *Polyphemus pediculus.* Dans les trois étangs cette espèce n'apparaît pas simultanément. Plutôt littoral (Nordqvist 1921, la considère comme une forme typique du littoral). Au début de l'été chambres incubatrices rouges et les oeufs durables.

Étang A. 7 : 11. Apparaît: 15. IV (♀♀ adultes sans emb.)—15. VII. Le 15 et 25. V apparition nombreuse, chambres incub. rouges. Le 2. VIII petit nombre, ensuite appar. le 2 et 13. X.

B. 7 : 9. Le 7. V indiv. isolés, 26. V assez nombreux. Jusqu'au 14. VI chambres incub. rouges. Apparaît ensuite: 6. VII—2. VIII. Les oeufs durables le 24. VII, ensuite le 17. IX les ♀♀ à embryons.

C. 4 : 7. Apparition ici la plus tardive et la plus courte: 2. VI—24. VII (indiv. isolés), ensuite le 25. VIII et le 2. IX.

3. Résultats et discussion

a) La répartition (spatiale et temporale) des espèces les plus communes et ses modifications au cours de la saison

1. L'unique espèce que je trouvais seulement dans la région d'eau libre c'est *Daphnia pulex.*

2. Dans la région d'eau libre pour la plupart je trouvais *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *Bosmina longirostris*, *Graptoleberis testudinaria.*

3. Dans le littoral, j'attrapais le plus souvent: *Sida crystallina*, *Ceriodaphnia reticulata*, *C. megops*, *C. setosa*, *Leydigia leydigii*, *Polyphemus pediculus*, *Alonella excisa*, *A. exigua*, *Chydorus sphaericus.*

4. Presqu'exclusivement ou exclusivement dans le littoral, je trouvais: *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Lathonura rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*, *Camptocercus rectirostris*, *C. lilljeborgi*, *Acroperus harpae*, *Peracantha truncata*, *Pleuroxus laevis*, *Pl. trigonellus*, *Pl. uncinatus*, *Pl. aduncus.*

5. Plus un étang était éloigné de la source d'eau et plus la date de la pêche était avancée vers l'automne, je trouvais dans la région d'eau libre les espèces telles que: *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia* (toutes les espèces en dehors de la *C. laticaudata* et *C. rotunda*), *Daphnia longispina.*

6. Ceci ne concerne qu'à un faible degré *Bosmina longirostris.*

7. Chez *Scapholeberis mucronata* je n'ai pas observé de tendance à la migration dans la région d'eau libre.

8. Au cours de la saison, dans les étangs de plus en plus éloignés migrent vers le littoral: *Simocephalus vetulus* (à un faible degré), *Alonella excisa*, *Al. exigua*, *Chydorus sphaericus* (de façon plus visible).

La plus grande fréquence des captures, pendant toute la saison concernait: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp. div.

Et voici les espèces qui apparaissaient très rarement: *Ceriodaphnia laticaudata*, *C. rotunda*, *Macrothrix laticornis*, *Alona tenuicaudis*, *Al. guttata*, *Al. intermedia*, *Al. rectangula*, *Leydigia acanthocercoides*, *Chydorus globosus.*

9. Les espèces littorales paraissent être plus liées à leurs points de fixation (plantes), qu'à la proximité du fond.

En voici la preuve: dans les échantillons, que je prenais parfois parmi les plantes immergées du centre de l'étang, je trouvais les mêmes espéces de Cladocères que dans ceux du littoral. Une autre preuve à l'appui était la présence des formes littorales sur les plantes aquatiques, qui couvraient les parois cimentées verticales des boîtes de la station des filtres de Brno (KUBIČEK et MARVAN 1954).

b) Les cycles sexuels et les apparitions des Cladocères

1. La fréquence des apparitions d'une espèce et de ses cycles sexuels n'est pas une valeur constante pour cette espèce [KEILHACK (1909) dans le cas par ex. de *Polyphemus pediculus* ou *Daphnia pulex*], mais dépend plutôt de l'individualité du réservoir (qu'observa aussi MANUILOVA 1950a), comme c'est facile à saisir, ne serait-ce que dans le cas de *Lathonura rectirostris*.

2. L'augmentation de l'abondance des individus d'une espèce est parfois liée, dans les échantillons, à l'apparition de formes génératives bisexuelles [p. ex. pour *Polyphemus pediculus* dans le Pięciomorgowy (A)], il arrive cependant qu'il est difficile de saisir la simultanéité de ces phénomènes.

3. Les captures des femelles à éphippies sont relativement fréquentes, tandis que les mâles sont trouvés en petit nombre. Il paraît cependant qu'il n'y a pas de contradiction car PACAUD (1939) prouve que non seulement les éphippies peuvent être formées sans l'intervention des mâles, mais que la femelle peut y poser des oeufs non fécondés et ensuite rejeter le tout de façon normale.

4. Le développement de la population de *Simocephalus vetulus* dans l'étang Ośmiomorgowy II (C) m'a permis de supposer que la production d'oeufs durables n'est pas nécessairement le résultat de conditions de vie précaires, soit de la dégénération des individus (PAPANICOLAU 1910, AGAR 1914, BANTA 1925), mais qu'elle peut signifier la fin naturelle d'une apparition régulière se déroulant dans de conditions favorables. WEISSMANN (cité par AGAR 1914) était d'avis que la quantité des cycles sexuels est stable et inébranlablement héréditoire — mais pour combattre cette opinion ne citons que BERG (1934), qui souligne, pour ce cas, l'influence décisive du milieu environnant. Quant à mes observations, je citerai seulement le fait, que dans les autres étangs, où les conditions du développement paraissent être moins bonnes (apparition plus courte et pauvre), j'ai constaté, chez le même *Simocephalus vetulus*, le manque complet d'éphippies. Ainsi, le comportement de la population de *Polyphemus pediculus* corrobore mes suppositions. Dans l'étang Ośmiomorgowy II (C), où les mauvaises conditions de développement de cette forme sont démontrées par la plus courte période d'apparition et son petit nombre — la production d'oeufs durables et la présence de chambres incubatrices rouges, si fréquente dans les autres étangs — ne se laisse pas observer du tout.

5. Une autre supposition, qu'on peut formuler sur la base de l'étude des apparitions de *Simocephalus vetulus*, c'est qu'il existe une certaine stabilité de la durée de l'apparition: plus tôt cette espèce apparaît dans un étang, plus vite elle disparaît.

c) La provenance des Cladocères au printemps dans les étangs mis chaque année à sec

1. Parmi les diverses possibilités de repeuplement du réservoir par des Cladocères, on peut admettre le grand rôle des oeufs durables laissés pendant la saison précédente, la faune des Cladocères de ces étangs serait donc dans sa majeure partie, indigène.

J'ai constaté cela en me basant sur l'observation du développement non simultane de la population de printemps précoce de *Simocephalus vetulus*. Si les spécimens de cette espèce étaient apportés par la voie du ruisseau Czarna Struga ils seraient probablement tous plus ou moins du même âge et les échantillons pris le même jour dans les trois étangs contiendraient les individus de taille semblable. Cependant, comme je l'ai dit à la page 228, les échantillons de l'Ośmiomorgowy II (C) contiennent les stades du développement le plus avancé, tandis que, dans Pięciomorgowy (A) le même jour, apparaissent les individus les plus jeunes. Ce phénomène devient clair si l'on considère, que l'étang Ośmiomorgowy II (C) a été mis sous eau le premier (ce qui est la suite du fait, que ce sont les étangs en barrage), donc ici *Simocephalus vetulus*, une des espèces apparaissant le plus tôt, a pu commencer son développement à l'époque, où l'étang était encore couvert de glace. La gradualité donc des étapes de développement se laisse expliquer seulement si l'on admet la présence, dans la vase du fond ou parmi les plantes, des oeufs durables de la saison précédente, laissés même en grande quantité si l'on en juge par le nombre de spécimens jeunes au printemps.

La même conclusion s'impose de l'observation d'organismes animaux ayant éclos dans le *Drepanocladus*, observation effectuée au mois de février 1957, dans la partie, non encore mise sous eau, de l'étang Ośmiomorgowy III, voisin des étangs étudiés. Cette mousse était cultivée au laboratoire, après avoir été mise sous l'eau des robinets. Au bout de quelques jours déjà apparurent dans l'eau qui couvrait la mousse, de nombreux *Harpacticoida* et les *nauplii* de *Diaptomus* sp., ensuite *Cyclops* sp. div., et d'entre les Cladocères *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *Simocephalus vetulus*, *Alonella nana*, *Al. excisa*, *Al. exigua*, *Pleuroxus trigonellus* et *Chydorus sphaericus*.

2. Le fait de la mise à sec et du repeuplement des étangs n'est pas pour la plupart considéré par les biologistes avec toute l'attention qu'il mérite. List (1912) se borne à constater que la mise à sec influence la quantité, mais non pas la qualité des éléments du plancton.

d) Le plancton des étangs comme ensemble

1. Le trait caractéristique prédominant, de l'ensemble des Cladocères des étangs est une instabilité extrême de la composition de ces ensembles et des phénomènes biologiques (p. ex. le nombre des cycles sexuels) se produisant chez les animaux qui y appartiennent.

2. Nordqvist (1921) affirme, qu'un «héléoplancton» caractéristique pour les étangs en général, dont la longue liste d'espèces y apparaissant toujours fut dressée par Zacharias (1898) — n'existe pas, mais que cet ensemble change chaque fois suivant le type du réservoir. Malgré la grande variabilité du lieu d'apparition des diverses espèces, il resulte de mes observations qu'il est possible de dresser une liste des espèces apparaissant dans les étangs avec conséquence et régularité. Pour le type trophique des étangs étudiés ici (type weimannien *Anabaena — Aphanizomenon*), je considère comme caractéristique les espèces du plancton représentées ici en plus grand nombre, donc:

Diaphanosoma brachyurum
Daphnia longispina
Ceriodaphnia reticulata
Ceriodaphnia megops
Ceriodaphnia pulchella
Ceriodaphnia quadrangula
Bosmina longirostris
Chydorus sphaericus
Polyphemus pediculus

Ce n'est pourtant pas un ensemble statique, dont le caractère ne change pas, mais ses éléments changent à certaines époques leur habitation et même disparaissent complètement.

NORDQVIST (1921) observe que la liste de ZACHARIAS (1898) contient plusieurs représentants de la faune lacustre. En ce qui concerne les lacs de notre climat, il paraît que, seuls parmi les Cladocères *Bythotrephes longimanus* et *Daphnia cristata*, n'apparaissent pas dans le plancton des étangs, car même le rare *Holopedium gibberum*, si sensible à la teneur en calcium, a été trouvé dans les étangs saxons (WAGLER 1912) et les petits réservoirs tchécoslovaques (WEISER 1942). D'autre part, les étangs sont habités également par les formes typiques pour les petits réservoirs (*Daphnia pulex*). Il est impossible alors de dresser une liste des espèces de Cladocères apparaissant exclusivement dans un type défini de réservoirs. On peut considérer seulement la prépondérance de telles ou telles formes de leurs ensembles ainsi que leur établissement dans telle ou telle région du réservoir.

3. Une certaine diversité des zones d'apparition de plusieurs espèces de Cladocères dans les réservoirs consécutifs, que WOLSKI (1927) observa à son tour dans les lacs de Polésie, démontre que le caractère des trois étangs étudiés, quoique voisins, disposés en chapelet et entourés plus ou moins de la même manière — est différent, ce qui a éte déjà constaté par PLISZKA (1924) pour d'autres objets. C'est le phénomène le plus facile à saisir chez les espèces du genre *Ceriodaphnia*, ce qui permet de croire, qu'elles sont un indice très sensible des modifications du milieu.

e) La valeur représentative des échantillons

1. L'importance de la méthode de travail choisie pour la prise des échantillons est démontrée de façon convaincante par les échantillons pris dans la région d'eau libre le 14. VI (voir les tables). Pour des raisons d'ordre technique je prenais ce jour-là mes échantillons de la région d'eau libre non pas du canot, mais en jetant le filet de la rive, près des moines de vidange. Cette méthode, suivie régulièrement par les naturalistes d'autrefois et parfois pratiquée encore maintenant, est inadmissible, lorsqu'il s'agit de capturer les formes qui habitent seulement la région d'eau libre. En attrappant de la rive le plancton on prend dans l'échantillon beaucoup d'espèces qui vivent dans le littoral. Dans les tables citées ceci est démontré par le fait, que certaines espèces trouvées régulièrement dans le littoral, ce jour-ci justement se trouvaient dans l'échantillon de la région d'eau libre. Pour cette raison, me rapportant dans le texte à cet échantillon-là, je fais lorsqu'il s'agit de formes littorales qui s'y trouvent, la réserve indiquée par„[1])".

APSTEIN (1910) soumet des observations intéressantes bien que d'un point de vue légèrement différent, sur les erreurs quant à l'appréciation de la répartition des animaux.

2. Bien que ce soient toujours les même méthodes qui soient employées pour ces pêches de plancton et bien que celles-ci aient toujours lieu au même endroit de l'étang, on observe très fréquemment des phénomènes que l'analyse seule des échantillons précédents n'aurait laissé prévoir. Par exemple: 1. après une apparition abondante de *Bosmina longirostris* [dans Ośmiomorgowy I (B) le 26. V] — disparition complète de cette espèce dans l'échantillon suivant; 2. l'apparition d'un grand nombre d'exemplaires adultes d'*Alonella exigua* [dans le Pięciomorgowy (A) le 25. VI], qu'on n'avait jamais encore rencontrée ici auparavant.

LIST (1917) affirme, en observant peut-être des phénomènes semblables, que les apparitions subites d'une espèce ne se laissent pas expliquer jusqu'à présent. MANUILOVA (1950a) les rattache à la situation alimentaire. Le manque de précision et les erreurs d'appréciation, d'après les échantillons, de la situation réelle, résulte des migrations actives et passives des Cladocères (BRZEK 1936, MANUILOVA 1952) et des modifications de l'intensité de la reproduction et de la mortalité — oscillations qui augmentent dans les étangs par suite de l'astatique du milieu.

C'est pour ces causes-là que je me sers souvent de l'expression «apparition dans l'échantillon» et non pas de la définition catégorique «apparition».

La proportion quantitative entre les individus jeunes et adultes ne peut pourtant pas être considérée comme indicateur du développement de la population (Patalas 1956), car il arrive que les spécimens jeunes habitent dans d'autres régions du réservoir que les individus adultes (Lindström 1952).

3. Aussi, en considérant les diverses espèces, j'évitais de les caractériser définitivement comme «dicycliques», «acycliques» etc. Dans le cas de *Ceriodaphnia affinis* trouvée dans Ośmiomorgowy II (C) tout semble indiquer qu'il y a, en été deux cycles sexuels (apparition de formes bisexuelles) — cependant en automne, dans le dernier échantillon, on ne trouva qu'un seul mâle; on ne peut conclure malgré tout, car pour obtenir une image précise des cycles sexuels il faudrait avoir un matériel beaucoup plus abondant. Il semble d'ailleurs qu'en général les captures plus fréquentes des femelles à éphippies pendant l'apparition abondante de l'espèce s'expliquent souvent par l'augmentation de la probabilité de la rencontre de ces formes assez rares. On peut alors affirmer l'acyclie chez *Diaphanosoma brachyurum* rencontrée fréquemment, mais non pas chez les deux espèces du genre *Camptocercus*, ou bien chez *Peracantha truncata*.

4. Pendant l'étude des échantillons qualitatifs, lorsqu'il s'agit de l'appréciation subjective des modifications de la richesse de l'apparition, les difficultés augmentent si le nombre des individus est très grand ou très restreint. Dans le premier cas, la grande quantité des spécimens nuit aux calculs en effaçant les différences entre les échantillons successifs; dans le second cas (p. ex. de *Ceriodaphnia laticaudata*) il est impossible d'affirmer, si le moment où les individus isolés se sont trouvés dans le filet indique l'unique époque de son apparition, d'ailleurs très peu nombreuse, ou bien s'il s'agit d'un hasard sans valeur en ce qui concerne les cycles d'apparition.

III. ÉTUDE QUANTITATIVE

1. Diagrammes

Les diagrammes Fig. 2—8, présentés plus loin sont divisés en deux groupes:

Les trois premiers diagrammes représentent les oscillations du nombre global de Cladocères, au cours de la saison, dans les trois étangs voisins. La ligne mince indique les quantités de Cladocères trouvées dans les pêches consécutives, calculées par mètre cube d'eau. La ligne épaisse indique la moyenne mobile du II^{ème} degré.

Pour établir la moyenne mobile du I^{er} degré il faut d'abord calculer la moyenne des trois premières positions de la série des résultats donnés par le calcul immédiat d'exemplaires de l'espèce donnée. Nous considérons la moyenne établie ainsi comme point initial de la courbe de la moyenne mobile. Nous établissons les points suivants d'une manière analogue, mais chaque fois nous déplaçons d'une position les trois valeurs initiales, qui nous servent de base pour établir la moyenne suivante. Ainsi, parmi les trois nombres qui nous servent de base pour établir la moyenne, deux positions ont déjà servi pour la moyenne précédente — et une position est nouvelle. La courbe qui unit toutes ces moyennes, est ainsi nommée moyenne mobile du I^{er} degré et se révèle assez monotone. De plus, ses valeurs seront plus basses aux points où les positions obtenues par l'évaluation immédiate des échantillons atteignent le maximum entre deux points situés plus bas. Donc l'image que présente la moyenne mobile n'est, à vrai dire, rien d'autre qu'un négatif estompé de la courbe réelle. Pour obtenir le «positif», beaucoup plus instructif, nous prenons les trois positions consécutives de la moyenne mobile de I^{er} degré pour établir, par la même méthode dont nous nous sommes servis pour elle-même — une nouvelle moyenne, appelée moyenne mobile du II^{ème} degré. Son parcours est encore plus monotone que celui de la courbe précédente, mais ses

maxima corresponderont exactement à ceux de la moyenne obtenue par l'évaluation immédiate de la fréquence de la population (méthode citée par SCHORER 1946, p. 204—205).

L'évaluation de la moyenne mobile a pour but l'élimination des oscillations dues au hasard du nombre d'exemplaires dans les échantillons et la mise au point général des modifications dans la fréquence de la population.

Le quatrième diagramme est une comparaison des moyennes mobiles de II^{ème} degré du chiffre total des Cladocères de tous les étangs.

Le second groupe contient trois diagrammes (Fig. 6—8) qui démontrent la fréquence des trois formes dominantes de l'eau libre: *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia* sp. div. et *Bosmina longirostris*. Chaque diagramme représente la fréquence d'une espèce (genre) dans tous les réservoirs étudiés. Les courbes unissent les points fixés par la quantité d'exemplaires par mètre cube d'eau.

Il semble que, dans les cas où il est très difficile d'obtenir les données exactes, il vaut mieux ne pas formuler en chiffres définis les valeurs calculées, car cela pourrait faire croire que ces chiffres présentent la quantité réelle, calculée exactement, de Cladocères par mètre cube d'eau. Aussi sur les trois derniers diagrammes j'inscris ces valeurs, pour des raisons d'ordre graphique, mais seulement quand les maxima dépassent les cadres des diagrammes.

Sur tous les diagrammes les mois sont indiqués sur l'axe d'abscisse et la fréquence en milliers par mètre cube d'eau — sur l'axe d'ordonnée.

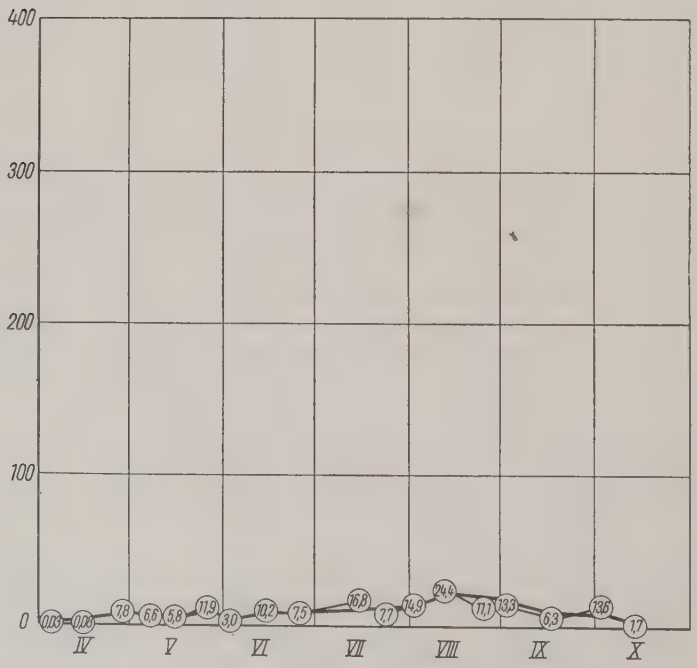


Fig. 2. Étang Pięciomorgowy (A). Nombre total de Cladocères (en milliers par 1 m^3 d'eau).

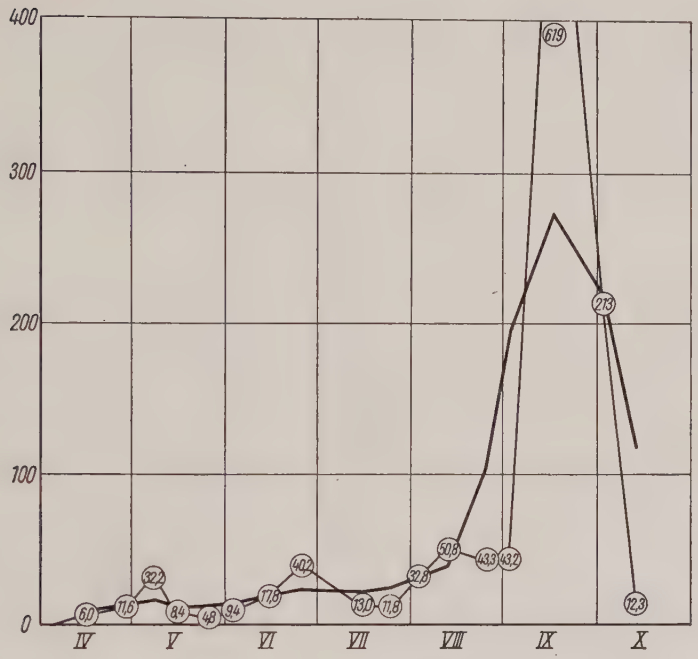


Fig. 3. Étang Ośmiomorgowy I (B). Nombre total de Cladocères (en milliers par 1 m³ d'eau).

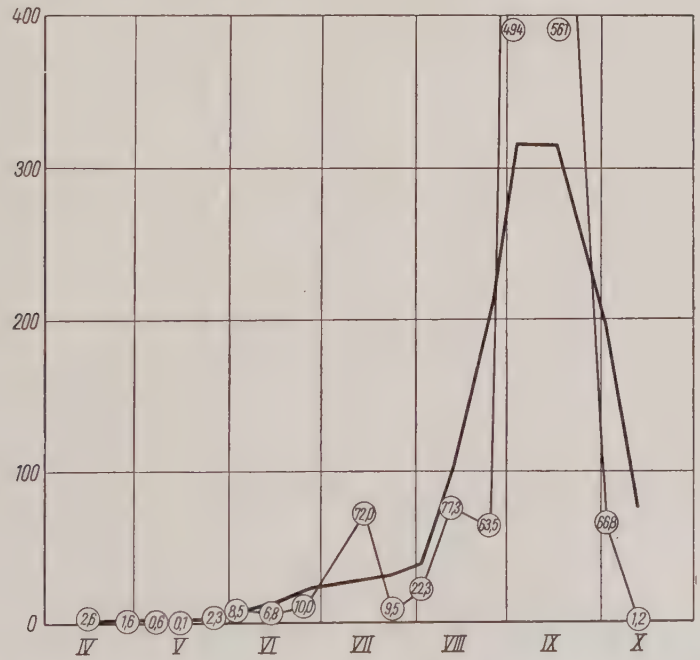


Fig. 4. Étang Ośmiomorgowy II (C). Nombre total de Cladocères (en milliers par 1 m³ d'eau).

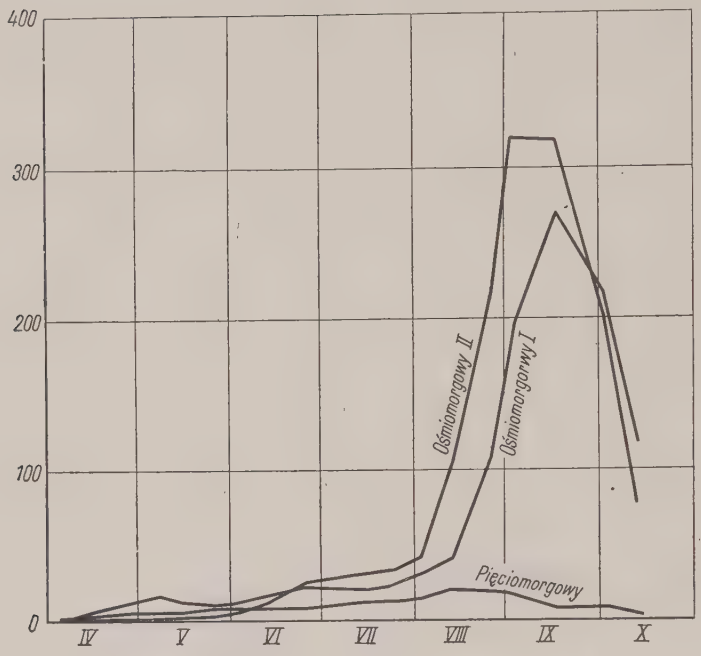


Fig. 5. Comparaison des moyennes mobiles du nombre total de Cladocères des trois étangs (en milliers par 1 m³ d'eau).

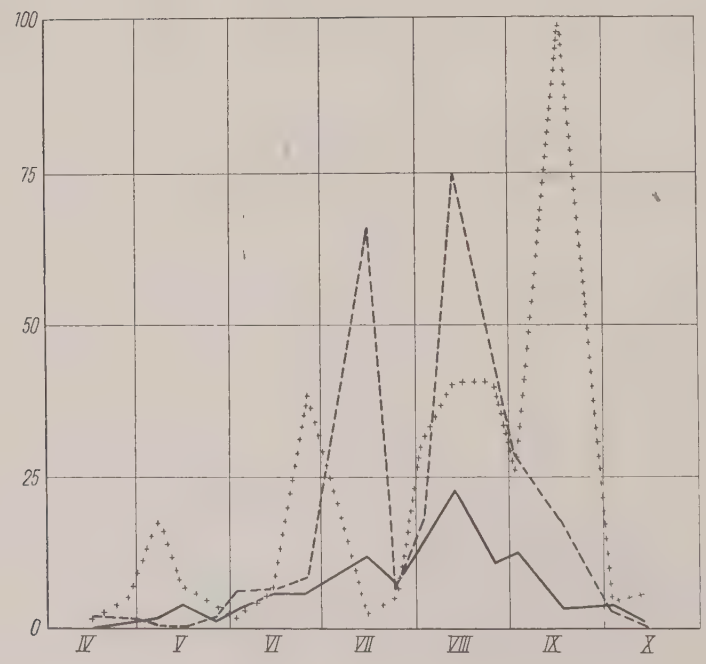


Fig. 6. *Daphnia longispina*. Fréquence dans les trois étangs (en milliers par 1 m³ d'eau).

———— Étang Pięciomorgowy (A)
+ + + + Étang Ośmiomorgowy I (B)
— — — — Étang Ośmiomorgowy II (C)

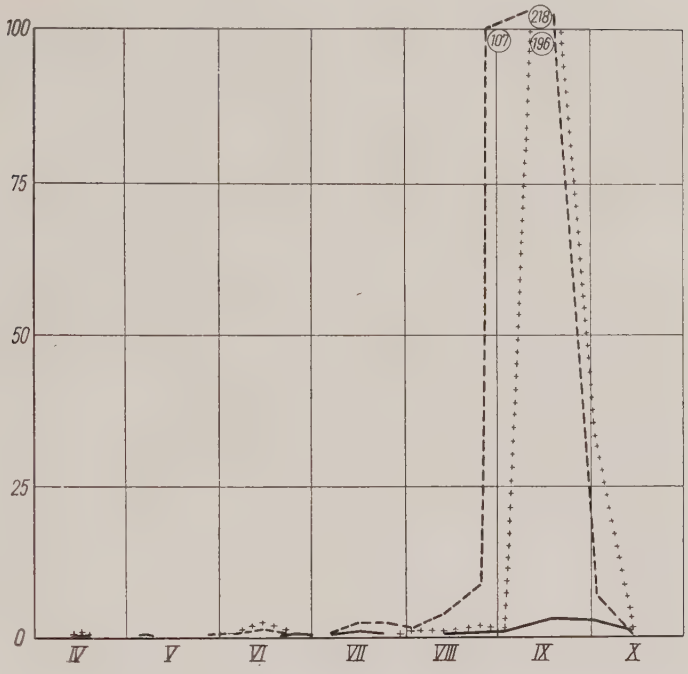


Fig. 7. *Ceriodaphnia* sp. div. Fréquence dans les trois étangs (en milliers par 1 m³ d'eau).

———— Étang Pięciomorgowy (A)
+ + + + Étang Ośmiomorgowy I (B)
— — — — Étang Ośmiomorgowy II (C)

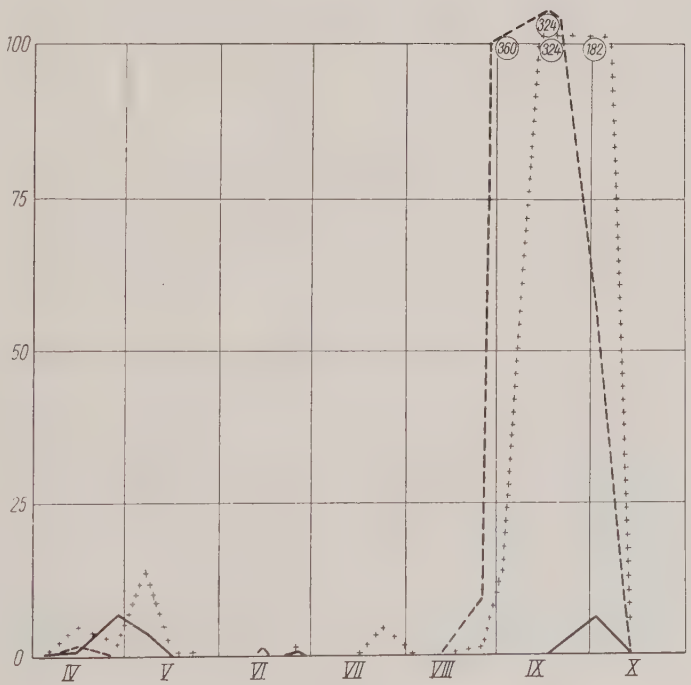


Fig. 8. *Bosmina longirostris*. Fréquence dans les trois étangs (en milliers par 1 m³ d'eau).

– ———— Étang Pięciomorgowy (A)
+ + + + Étang Ośmiomorgowy I (B)
— — — — Étang Ośmiomorgowy II (C)

2. *Résultats et discussion*

a) Contradiction entre les résultats des analyses quantitative et qualitative

Comme exemple de cette contradiction on peut citer p. ex. la double évaluation de la fréquence de *Bosmina longirostris* dans l'étang Pięciomorgowy (A) dans la pêche du 2. X. Dans l'échantillon qualitatif sa fréquence a été indiquée comme «par individus isolés», tandis que l'analyse de l'échantillon quantitatif indique, que c'est la dominante parmi les Cladocères planctoniques.

Comme on le sait, les Cladocères apparaissent parfois par essaims denses, sans être dispersés uniformément et ceci pour plusieurs raisons, examinées en détail par BRZEK (1938a, b) et MANUILOVA (1950b, 1951) entre autres. Il faut admettre aussi que l'endroit de la prise des échantillons de la région d'eau libre n'est pas sans importance. En traînant le filet derrière le canot à travers tout l'étang nous avons certainement la chance d'attraper une quantité aussi grande que possible d'espèces qui apparaissent dans cette région.

Les échantillons quantitatifs, pris toujours aux mêmes endroits du réservoir représentent la densité et la composition qualitative, plus ou moins provisoires, des formes planctoniques dominantes dans certaines zones restreintes qui sont au plus profond de l'étang. Les résultats des évaluations se bornent à déterminer quelles sont les espèces qui dominent dans l'ensemble, dans quelles périodes les rencontre-t-on et quelle est leur abondance moyenne.

Aussi les contradictions, mentionnées ci-dessus, observées dans certains cas, n'ont rien d'inquiétant et d'inattendu, elles ne sont la que pour nous inciter une fois de plus de l'examen à ne pas tirer de conclusions trop hâtives d'échantillons particuliers.

LINDSTRÖM (1952), dans son travail sur l'écologie des crustacés planctoniques, considère ce problème avec beaucoup de justesse et de précision. Le but de mes études était une étude générale de la fréquence des Cladocères et sa variabilité, toujours dans la même region de l'étang, que je considérais comme caractéristique pour la région d'eau libre. Les diagrammes permettent de constater que les résultats des pêches consécutives diffèrent parfois beaucoup entre eux. Les raisons de ces variations sont sans doute les mêmes que celles qui se présentaient au cours de l'analyse qualitative: les migrations actives et passives du plancton et les oscillations de la reproduction et de la mortalité, le tout influencé probablement par la variabilité du milieu. Et du même que les tables relatives à la phénologie de même ici les diagrammes démontrent avec la même vraisemblance, deux phénomènes superposés: d'abord l'inconséquence des résultats des échantillons consécutifs, ensuite la régularité et la variabilité ordonnées des phénomènes au cours d'une étape suffisamment longue.

b) Relation quantitative entre diverses espèces

Les diagrammes démontrent que les maxima du développement des Cladocères ont lieu à la fin du printemps, en été et au début de l'automne. Cette dernière augmentation de fréquence dépasse de beaucoup toutes les autres. Elle a lieu immédiatement après la disparition de la fleur d'eau. La plus grande augmentation de fréquence, dans cette période, a été observée chez *Bosmina longirostris*, qui atteint, dans l'étang Ośmiomorgowy II (C) le chiffre de 324.000/m^3. Relativement la plus régulière, dans tous les trois étangs, est l'apparition de *Daphnia longispina*, dont la plus grande fréquence est notée dans la période juillet — août — septembre, sans dépasser toutefois la valeur de 100.000/m^3. Les chiffres totaux des Cladocères dans les deux étangs Ośmiomorgowy (B et C), pendant l'époque du maximum, ont

plus ou moins la même valeur (en moyenne 550.000/m³) — tandis que l'étang Pięciomorgowy (A) reste loin en arrière, sa fréquence en Cladocères ne dépassant pas 25.000/m³. Parmi les espèces dominantes, la moins rare dans le Pięciomorgowy (A) est *Daphnia longispina*, tandis que *Bosmina longirostris* atteint (à deux reprises) son maximum assez modeste de fréquence (à la fin du mois d'avril et au début du mois d'octobre).

Quant au genre *Ceriodaphnia*, il était, malheureusement impossible de calculer la fréquence de chaque espèce séparément, car leur détermination est parfois difficile, et ce que l'on appelle «classification suivant l'habitus» est trompeuse.

L'incommensurabilité de fréquence des trois formes dominantes parmi les Cladocéres considérées ici, avec la fréquence des autres espèces, nous empêche de présenter ces dernières sur les diagrammes à la même échelle. A part cela, par suite du petit nombre d'exemplaires parfois trouvés dans les échantillons son évaluation par m³ d'eau pourrait accroître sensiblement l'erreur relative. Aussi, je me borne à constater qu'en dehors des trois formes dominantes une certaine importance dans les échantillons quantitatifs avaient encore: *Diaphanosoma brachyurum* [sa fréquence, exceptionnellement grande observée dans l'Ośmiomorgowy I (B) le 15. VII ne dépassait pas 11.000/m³], *Daphnia pulex* [une seule fois, le 2. VI dans l'Ośmiomorgowy II (C) elle a dépassé 1,500/m³], *Chydorus sphaericus* (son maximum de fréquence constaté à la fin juillet — début d'août ne dépassait pas 1.000/m³) et *Polyphemus pediculus* [la plus grande fréquence a été atteinte le 2. VI dans l'Ośmiomorgowy I (B), était de 7.500/m³].

Afin de permettre la comparaison je rapporte, d'après Lityński (1925) que dans l'eau de surface du lac de Wigry, le 24/VIII vers midi la fréquence de Cladocères était environ de 14514/m³.

L'énorme quantité de Cladocères dans les étangs s'accompagne de l'abondance du zooplancton en général (*Brachionus*, *Keratella*, *Asplanchna*, *Cyclops*, *Diaptomus*) et du phytoplancton (*Volvox*, *Ceratium*, *Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*) qui forme jusqu'à la moitié du mois d'août une fleur d'eau abondante.

c) Relation entre la fleur d'eau et le maximum quantitatif des Cladocères

La hausse brusque de l'abondance des Cladocères à la fin du mois d'août et en septembre paraît être étroitement liée à la dépression préalable du phytoplancton, qui formait dans la première moitié du mois d'août une fleur d'eau très abondante. A une certaine époque les organismes végétaux (avant tout *Anabaena* et *Aphanizomenon*), meurent en masse, se décomposent et forment dans l'eau une suspension grisâtre épaisse.

Uhlmann (1954) rapporte un fait, qui est confirmé par mes observations, à savoir un accroissement sensible de la fréquence de Cladocères après la disparition de la fleur d'eau dans l'étang. Les conclusions qui s'imposent sont d'accord avec l'observation de Naumann (1919), que ce ne sont pas les algues, mais la menue suspension des produits de leur décomposition (éventuellement des bactéries) qui est un aliment précieux pour le zooplancton. A part cela Matusiak (1954) observe l'augmentation sensible du nombre des bactéries (considérées par plusieurs auteurs, comme nourriture essentielle des Cladocères) dans l'eau des étangs après la diminution du phytoplancton (analysée par Sosnowska 1956). Les conséquences de ces phénomènes pour la pisciculture ont été examinées par Klekowska (1957b). Dans les étangs fumés on a constaté aussi la valeur de certains engrais qui contribuent, pour une large part, à l'accroissement du plancton (Pauly 1919, Manuilova 1956 et autres).

La question de l'alimentation des Cladocères, et surtout des Daphnies, a donné lieu à plusieurs études. Certains auteurs, et parmi eux Manuilova (1950a, b, 1951, 1953, 1954, 1955, 1956),

sont d'avis que l'alimentation de ces crustacés se compose surtout de bactéries tandis que PACAUD (1939) est d'un autre avis. Les recherches expérimentales de HEYNINGEN (1954); d'UHLMANN (1954) et d'autres prouvent, que *Daphnia pulex* et *Simocephalus vetulus* supportent parfaitement les aliments les plus divers et même la suspension de la terre de jardin et d'engrais de cheval (BANTA 1939).

d) Caractère de la biocénose

Il résulte des données citées dans le chap. II relatives aux diverses espèces, que les formes dominantes du plancton du littoral ne gardent pas longtemps leur avantage sur les autres espèces et sont remplacées assez vite, mais il arrive qu'elles retrouvent parfois leur situation prépondérante (p. ex. *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina*, diverses espèces de *Ceriodaphnia* et autres). On peut donc affirmer [d'après la terminologie de LITYŃSKI (1936)], que s'il est possible d'observer parfois un ensemble à formes dominantes et non dominantes bien nettes, cet ensemble est peu durable. D'après l'auteur cité, ceci indiquerait que la biocénose du littoral des réservoirs étudiés n'atteint jamais la maturité. Il est peut-être possible de rattacher ce phénomène aux conditions spécifiques du milieu, dont la variabilité empêche la «maturité» de l'ensemble.

e) La notion du dominant

La biocénose est un peu différente dans la région d'eau libre. Dès le début de l'été les plus nombreuses du point de vue de la fréquence sont: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris* et le genre *Ceriodaphnia* — laissant loin en arrière, comme adominantes, toutes les autres espèces de Cladocères. Au mois de septembre les deux dernières formes sont les plus nombreuses, tandis que, dans les mois précédents, c'est la première qui garde souvent le premier rang. Au mois de mai et jusqu'au mois de septembre la position de forme dominante est occupée, à tour de rôle, par les diverses formes citées (voir les diagrammes des Fig. 6, 7, 8).

En considérant la question de la dominance THUNMARK (1945) émet l'opinion qu'avant d'établir la dominance d'une espèce, il faut tenir compte non seulement de la fréquence, mais aussi de la taille et du volume de ses exemplaires. Suivant cette idée, on pourrait considérer comme dominante une forme de grande taille, apparaissant par petit nombre d'individus. Cette conception ne me paraît pas juste. On ne peut pas considérer les organismes vivants comme une masse homogène, divisée en parcelles plus ou moins grandes additionnables automatiquement. Tout animal vivant reste en rapports actifs avec son entourage et, en tant qu'organisme indépendant, doit créer pour lui-même les modalités de ces rapports. Il faut attribuer ici une grande importance au développement de la superficie du corps, relativement plus grande, comme on le sait, chez les formes menues. C'est cette superficie du corps qui conditionne la dépense d'énergie sous forme de chaleur, l'échange de plusieurs composés chimiques avec le milieu et les mues. Il est donc evident, qu'une grande quantité d'organismes menus exercera une influence beaucoup plus grande sur le milieu, que quelques centaines d'organismes plus grands, même si la masse globale de ceux-ci dépasse la masse «totale» d'organismes menus. Les observations de NAUMANN (1919) sur le nannoplancton corroborent cette opinion.

Il apparait donc, que dans le problème de la dominance au sein d'une biocénose le facteur primordial demeure la quantité des organismes considérés comme individualités indépendantes, et non pas leur masse prise totalement. Une telle appréciation n'est certainement pas dépourvue d'erreur, mais il semble que nous ne disposons pas encore de méthodes, qui nous permettraient d'établir avec exactitude quelle est l'espèce la plus importante de l'ensemble.

IV. MORPHOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE

1. Observations détaillées sur les différentes espèces

Les représentants de plusieurs espèces lacustres au premier coup d'oeil diffèrent déjà sensiblement de celles qui vivent dans les étangs. On pourrait avancer une analogie: la différence entre celles-ci est du même genre que celle, décrite dans la première partie de cet ouvrage, entre les individus de la première génération de Cladocères des étangs et des suivantes pendant la même saison. Si l'on compare aux formes lacustres celles des étangs, on trouve que ces dernières sont caractérisées par une taille plus grande, une construction plus massive et plus épaisse et une transparence moindre. Ce n'est qu'après une analyse systématique détaillée qu'on peut affirmer, parfois, que dans les deux cas on a affaire à la même espèce. Il est possible, que ces différences soient dues non seulement à l'adaptation des formes lacustres à un milieu transparent, mais aussi à la dilution des éléments nutritifs très élevée aux étangs, fait déjà signalé aux chapitres précédents. Donc, la grande teneur en substances alimentaires des eaux des étangs exerce son influence non seulement sur la région d'apparition des Cladocères et sur leur fréquence, mais aussi sur leur aspect. Manuilova (1955) affirme même que l'abondance des bactéries, dont se nourrissent les Cladocères, influence le sens de la cyclomorphose. Suivant cet auteur, la condensation des bactéries dans les différents réservoirs varie pendant la saison, donc l'aspect des Cladocères varie aussi. Une autre cause de la variabilité de l'aspect est probablement l'astatique du milieu, soulignée si souvent, variabilité dans l'espace et dans les courts intervalles de temps (la susceptibilité de l'aspect à se plier aux conditions du milieu est soulignée, entre autres pour *Alona*, par Herr 1917). Le troisième facteur enfin qui entraîne les facies variés de l'espèce est la tendance aux cyclomorphoses, propre à certaines espèces. D'ailleurs, ces agents sont très étroitement liés entre eux. L'étude aura pour but, comme dans les deux chapitres précédents, l'établissement de certaines règles générales qui se manifestent à travers le chaos apparent des phénomènes.

Les espèces, dont la variabilité morphologique est la plus manifeste, sont: *Daphnia pulex*, *D. longispina*, *Ceriodaphnia reticulata*, *C. megops*, *C. pulchella*, *C. quadrangula*, *C. affinis*, *C. setosa*, *Scapholeberis mucronata*, *Acroperus harpae*, *Polyphemus pediculus*.

Genre *Daphnia*

La première des espèces considérées, c'est à dire *D. pulex*, manifeste une grande variabilité dans les lacs d'Amérique (Woltereck 1932), en Europe sa variabilité est moindre, cependant saisissable (Rammner 1933). Parfois l'on confond les deux espèces considérées ci-dessous, car on a adopté l'opinion (Stark 1930), qu'il existe des races de *D. pulex* à griffe non pectinée. Cependant Rammner (1933) fait tomber cette opinion. La seconde espèce *D. longispina* est caractérisée par une variabilité plus grande chez nous, cependant la tête surélevée par une petite crête ne se laissait apercevoir que rarement, et seulement chez les individus jeunes, fait observé aussi par Šrámek-Hušek (1948).

Daphnia pulex (Fig. 9)

Étang A. La ♀ parthén. de la première génération, du 26. V, mesure 3,7 mm, la longueur de l'aiguillon de la carapace 0,9 mm, la ♀ à éphippie du 20. VII est de 3,1 mm. Chez cette dernière la tête est relativement plus haute, l'éphippie ne dépasse pas de beaucoup la ligne du dos. Dans les deux cas l'aspect général est ovale, le rostre aiguisé, l'oeil moyen.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
mm

B. ♀ parthén. du 12. VIII mesure 3,4 mm, ♀ parthén. du 6. VII — 2,7 mm. Les aiguillons de la carapace plus courts et plus gros que chez les exemplaires de l'étang précédent, la plus grande courbure du dos le 2. IX, la moindre le 6. VII. L'exemplaire du 2. IX ressemble le plus à *Daphnia longispina.*

C. La ♀ à éphippie du 13. X mesure 2,5 mm, de même que celle, parthénogénétique, du 12. VIII, cependant l'exemplaire parthénogénétique du 21. VII et l'exemplaires à éphippie du 26. V atteignent 3,3 mm. Ces deux derniers individus diffèrent beaucoup entre eux par la longueur de l'aiguillon de la carapace, chez le premier il mesure 1,1 mm, chez le second 0,5 mm. L'individu du 12. VIII ressemble à *Daphnia longispina*, comme d'ailleurs aussi la ♀ à éphippie du 26. V. L'exemplaire du 12. VIII porte dans sa chambre incubatrice 7 oeufs parthénogénétiques.

Daphnia longispina (Fig. 10)

Étang A. Dimensions: ♀ parthén. du 19. VII mesure 1,9 mm, la même du 24. VII — 2,8 mm; sa chambre incubatrice est bien développée et le dos arrondi. A la même date, dans les chambres incubatrices 7—14 oeufs. Au mois de mai certains jeunes exemplaires portent sur la tête des protubérances, petites pour la plupart (correspondant peut-être au «Dritter Typ» de Lieder 1952) ou un aiguillon (dans la période précédente on a noté de grande chaleurs). Les oscillations dans la longueur de l'aiguillon de la carapace sont grandes: le plus grand aiguillon apparaît chez les jeunes (4. IV), chez les individus adultes on le trouve parfois atrophié, p. ex. à la fin de l'été (2. VIII— 2. IX). Il est pour la plupart mince, surtout chez la ♀ à éphippie du 2. VIII. Le 21. VII de nouveau ls individus jeunes à crête, le 24. VII pourvus d'aiguillon sur la nuque. Le front, en général est légèrement concave, chez la ♀ parthén. du 23. VII il forme un angle obtus bien accentué chez certains exemplaires du 2. VIII et 2. IX il est presque droit.

B. Dimensions: la ♀ parthén. du 2. VIII mesure 1,9 mm — celle du 28. IV — 3,6 mm. A la même date et le 7. V — ont été rencontrés les exemplaires les mieux développés, porteurs du plus grand nombre d'oeufs (plus de 30). Ils manifestent de grandes différences dans le sens et la longueur de l'aiguillon de la carapace, ainsi que dans la forme de la tête. Chez les ♀♀ parthén. du 22. et 24. VII la proéminence du dos est placée très bas, ce qui influence la direction de l'aiguillon de la carapace. Cet aiguillon, chez le jeune exemplaire du 2. IX est recourbé en haut, la tête de cet exemplaire a une certaine tendance à devenir plus haute. L'individu du 2. VIII a un rostre allongé et recourbé en forme de crochet. Son aspect rappelle le plus celui de *Daphnia pulex.* Le front de la ♀ du 21. VII est très concave. Il est difficile de saisir une cyclomorphose régulière, en revanche une grande variabilité désordonnée se manifeste.

C. Dimensions: la ♀ parthén. du 24. VII mesure 1,8 mm, celle du 2. VIII — 2,8 mm. Un exemplaire du 24. VIII manque d'aiguillon de la carapace et les jeunes de la même date portent un aiguillon très long, dans les autres cas, cet aiguillon démontre de grandes différences quant à la longueur et la grosseur. La jeune ♀ du 19. VII à la tête légèrement plus haute. Le front est généralement un peu concave. Déjà le 2. VI je trouvais des individus adultes de petite taille.

Scapholeberis mucronata (Fig. 11)

Gruber (1923) est d'avis, que la longueur de la corne du front et la longueur des *mucrones* est en proportion directe aux dimensions du réservoir habité par la population de cette espèce. Les observations de Rammner (1927) et les miennes s'y opposent.

Fig. 9. *Daphnia pulex* (de Geer). Étang Pięciomorgowy (A): 1 femelle adulte de la première génération du 26 V; 2 femelle à éphippie du 20 VII; étang Ośmiomorgowy I (B): 3 femelle adulte du 6 VII; 4 femelle à éphippie du 2 VIII; 5 femelle parthénogénétique du 12 VIII; 6 dito, du 2 IX; 7 dito; étang Ośmiomorgowy II (C): 8 femelle à éphippie du 26 V; 9 dito; 10 femelle parthénogénétique du 21 VII; 11 dito, du 12 VIII; 12 dito; 13 femelle à éphippie du 13 X.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
mm

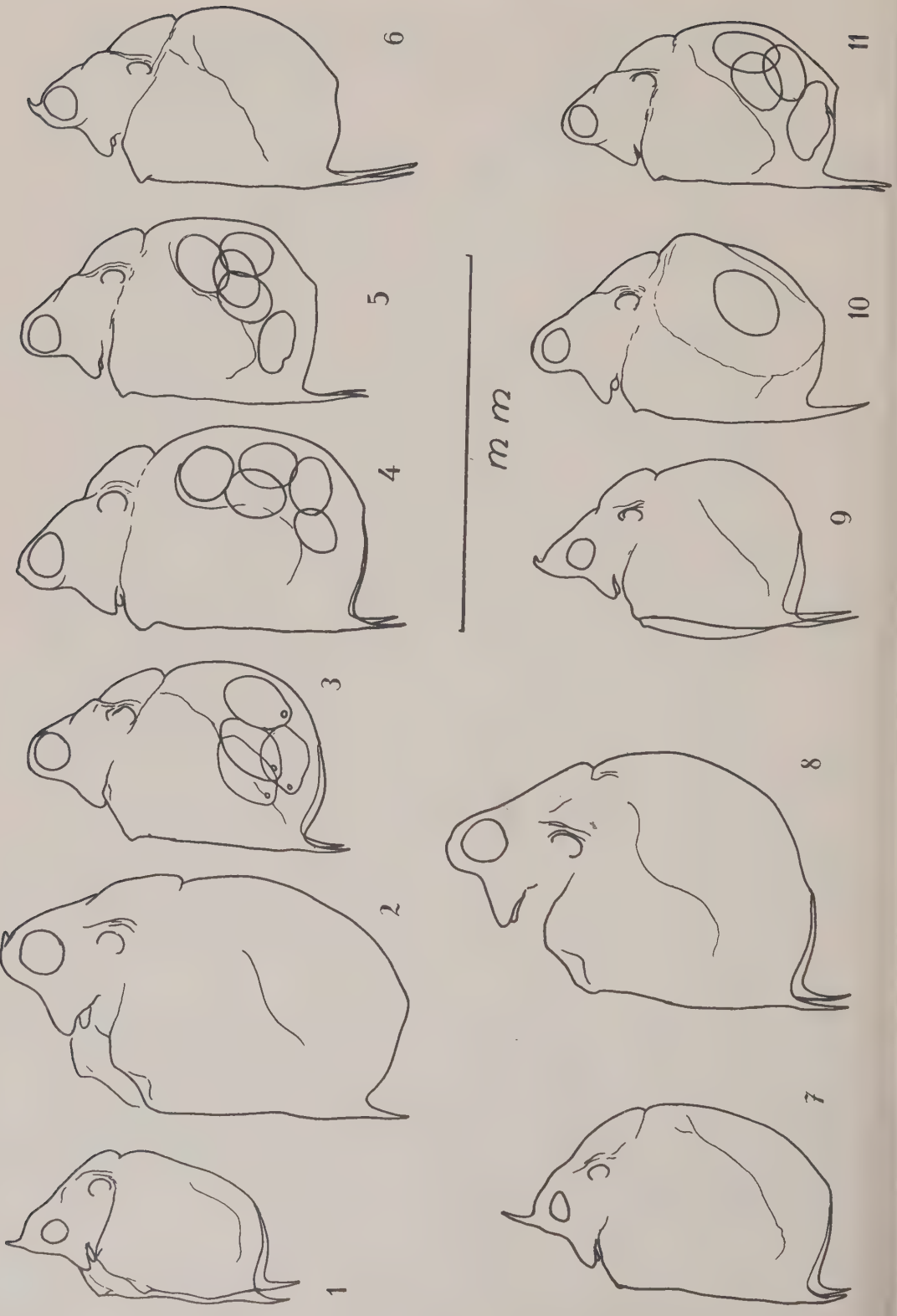
Dans les étangs étudiés je trouvais beaucoup de formes transitoires entre les formes à front lisse — f. *fronte-laevi*, et celles dont le front était muni d'une corne haute, recourbée de diverses façons — f. *cornuta*. Parfois dans un même échantillon on trouve divers degrés de formation de la corne. La longueur et la forme des *mucrones* ne paraît pas être attachée au degré du développement de la corne. Les dessins des Fig. 11 et 17 représentent ce phénomène. Wagler (1937) est d'avis, que les individus jeunes apparaissent uniquement dans la forme *cornuta* — cependant dans mes échantillons du 2. VI, j'ai trouvé de jeunes exemplaires de la forme *fronte laevi*.

Étang A. La longueur de la ♀ adulte est de 1,2 mm (15. V) mais peut descendre jusqu'à 0,8 mm (25. VI). La plus forte proéminence du dos se manifeste le 26. V, le 6. VII et le 2. VIII et la plus petite tête pendant la seconde moitié du mois de mai. Les *mucrones* sont différents chez chaque individu, ou presque, leur taille est très variable, la plus courte pendant la période: IV — V — début VII, puis très longue ensuite avec un maximum de longueur atteint le 25. VIII. Leur courbure est légèrement arquée ou en forme de la lettre S (ceci surtout au mois de VII et VIII), la grosseur varie aussi. L'oeil ne varie pas sensiblement, mais il manifeste une certaine tendance à devenir plus grand chez les individus des époques plus avancées vers l'été. La corne, de même que les *mucrones*, est autre chez chaque individu, parfois elle manque complètement. Au printemps la corne est plutôt grande et peu recourbée. Le premier *fronte-laevi* apparut le 25. VI, ensuite il se rencontre assez fréquemment mais ses *mucrones* sont un peu plus petits. Dans l'échantillon du 2. VIII apparaissent des individus de la forme *fronte-laevi* de tous les âges. On peut observer toutes les formes transitoires depuis la corne haute jusqu'à son absence complète. L'emplacement de la corne varie aussi légèrement. Les formes à corne haute ainsi que *fronte-laevi* apparurent au même endroit du littoral. ♂ Le rostre ne varie presque pas — pour la plupart il est assez droit et peu aiguisé. La ligne du front ne varie pas non plus, le 28. IV j'ai trouvé le front le moins concave. Le bord ventral des valves généralement légèrement ondulé, change peu, il est rarement un peu convexe (2. VIII). Les variations sont peu sensibles. Le bord postérieur des valves est pour la plupart convexe, avec des creux près des *mucrones* et de l'angle postérosupérieur. A la fin de l'été il est parfois plus uniformément convexe (ainsi je l'ai observé chez la ♀ parthén. du 2. VIII et la ♀ à éphippie du 17. IX). La chambre incubatrice est bien développée pendant toute la saison, on a trouvé la plus grande quantité d'embryons (6) le 25. VI et le 15. VII la première ♀ à éphippie. Les ♀♀ à éphippies, pêchées à la même date, diffèrent par la taille et la forme. Chez l'individu du 24. VII on remarque des épines sur la carapace et pourtant il s'agit d'un exemplaire typique de l'espèce.

B. La variabilité est generalement la même, mais les *mucrones* sont plus gros et plus courts, la corne observée le 28. IV très longue et droite, l'oeil le plus petit. Le 7. V — la forme *fronte-laevi*, dont l'aspect n'est pas typique. Le plus grand nombre d'embryons (4) observé a été le 14. VI.

C. Le 15. V la première ♀ adulte, à deux embryons; son oeil était grand, la corne fortement recourbée en arrière, *mucrones* pas très grands et gros. Le 24. VII la première ♀ à éphippie. Le plus grand nombre d'embryons: 4. Le 2. IX la forme *fronte-laevi*. Les *mucrones* sont aussi très variables. Le bord ventral est plus convexe au commencement de l'été.

Fig. 10. *Daphnia longispina* (O. F. Müller). Étang Pięciomorgowy (A): 1 jeune femelle du 4 IV; 2 femelle parthénogénétique du 15 IV; 3 femelle parthénogénétique adulte du 28 IV; 4 jeune femelle parthénogénétique du 15 V; 5 dito, du 26 V; 6 femelle parthénogénétique adulte du 19 VII; 7 dito; 8 dito, du 23 VII; 9 dito; 10 dito, du 2 VIII; 11 dito, du 2 IX; 12 femelle à éphippie du 2 IX; étang Ośmiomorgowy I (B): 13 jeune femelle du 4 IV; 14 femelle parthénogénétique adulte du 28 IV; 15 dito; 16 dito; 17 dito, du 7 V; 18 dito, du 19 VII; 19 dito; 20 dito, du 21 VII; 21 dito, du 24 VII; 22 dito; 23 dito, du 2 VIII; 24 dito; 25 jeune femelle du 2 IX; étang Ośmiomorgowy II (C): 26 jeune femelle du 28 IV; 27 dito, du 19 VII; 28 femelle parthénogénétique adulte du 20 VII; 29 dito, du 21 VII; 30 dito, du 24 VII; 31 dito, du 2 VIII; 32 femelle à éphippies du 12 VIII; 33 dito.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
mm

Genre *Ceriodaphnia* Dana.

Souvent les auteurs ne déterminent pas par espèces les individus trouvés et, s'ils le font, il leur arrive de faire des erreurs. Ainsi Kreutner (1934) écrit: «In den Sulauer Versuchsteichen trat *Ceriodaphnia* besonders im Frühjahr häufig mit Nackenzähnen auf, wie sie von Woltereck (1936) bei *Daphniae longispina* beobachtet wurden (Abb. 16).» Mais la figure indiquée dans son ouvrage represente la partie antérieure du corps de *Ceriodaphnia quadrangula* f. *hamata*, dans une position légèrement oblique, de sorte que le *fornix* crochu dépasse la ligne de la nuque et à l'examen peu attentif peut être pris pour la «dent» de la nuque (qui d'ailleurs, autant que je sache, manque chez le genre *Ceriodaphnia*). Ce qui est plus important, c'est que l'auteur ne cite dans sa liste que l'espèce *Ceriodaphnia pulchella*, donc il a rangé l'exemplaire mentionné dans cette espèce. Ce qui plus est, l'antenne de la Ière paire, dessinée à côté, prouve qu'il s'agissait de *C. quadrangula*. Sur la Fig. 17 (5) je présente la tête et la nuque avec le *fornix* de *C. quadrangula hamata* dans une position analogue à celle de l'ouvrage de Kreutner (1934). Les figures 12 (1), 14 (11) et 15 (1, 2, 7), présentent le même cas. On voit par là combien est difficile, parfois, la détermination par espèce d'un individu du genre considéré. Je m'occuperai encore plus loin d'autres difficultés.

Ceriodaphnia reticulata (Fig. 12)

Étang A. Dimensions: la ♀ parthén. du 15. VII, avec deux embryons, mesure 0,76 mm, celle du 13. X — 0,88 mm, deux ♀♀ á éphippies de la même date 0,67 et 0,71 mm. Dans cette période les plus grands sont les exemplaires «à éphippies potentielles» c'est à dire ceux dont l'aspect rappelle les ♀♀ á éphippies, et qui cependant n'ont pas d'oeufs dans leurs chambres incubatrices. Ephippies sans aiguillons. Les exemplaires les plus petits ressemblent aux espèces: *C. pulchella* et *C. quadrangula*. Le 15. IV déjà apparaît le *fornix* qui commence á s'écarter légèrement. Les *fornices* plus ou moins rectangulaires ont été trouvés, entre autres dates, le 13. X, leurs angles sont doucement arrondis, le 15. VII le *fornix* était le plus écarté. A la même date l'oeil est le plus petit et l'aiguillon de la carapace — grand à la large base. L'exemplaire du 17. IX avait le corps en forme de tonnelet. Le 12. VIII — l'aiguillon de la carapace manque. La ♀ parthén. du 13. X avait la tête la plus grande.

B. La ♀ parthén. à quatre embryons du 7. V mesurait 0,74 mm, la ♀ à trois oeufs du 15. V — 1,3 mm. Une des ♀♀ du 15. V était déjà assez transparente. Les *fornices* á cette époque sont décidément rectangulaires, chez les jeunes, plus tard, ils sont arrondis. Le 12. VIII apparurent des formes très diverses. Dans la première moitié du mois d'août on peut observer le maximum de diversité du *fornix*. Ainsi le 2. VIII apparut un *fornix* arrondi, à aiguillon aplati. En revanche, dans les deux étangs voisins, les *fornices* sont allongés et écartés. L'oeil le plus petit a été aperçu le 7. V, le plus grand — le 15. V; à la même date une petite épine sur le *fornix*. L'aiguillon de la carapace est en général assez grand, cependant le 15. V j'en ai observé un très petit, et les ♀♀ à éphippies en manquaient complètement. Le 7. V la plus grande proéminence du dos, mais chez les individus jeunes du 15. V le dos était tout à fait droit.

C. Les dimensions des ♀♀ parthén. sont à peu près semblables 0,98 à 0,99 mm à la date du 28. IV. Elles portaient 7 oeufs, celles du 7. V: 6 oeufs (leurs griffes sont munies de très longues épines). Le 26. V — 3 oeufs, et le 2. VIII — 1 oeuf. La ♀ parthén. à trois oeufs mesurait seulement 0,75 mm, et la ♀ à éphippie du 13. X — 0,76 mm. La plus petite tête avec la plus grande proéminence du dos a été observée le 7. V. Dans cet étang apparait la plus grande diversité de formes, ce fait est nettement visible le 2. IX. Le 7. V — le plus petit oeil. L'aiguillon de la carapace était en général très

Fig. 11. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller). Étang Pięciomorgowy (A): 1 jeune femelle du 28 IV; 2 femelle adulte du 15 V; 3 dito, du 6 VII; 4 dito; 5 dito, du 2 VIII; 6 dito, du 25 VIII; étang Ośmiomorgowy I (B): 7 femelle adulte du 28 IV; 8 dito, du 7 V; étang Ośmiomorgowy II (C): 9 femelle adulte du 7 V; 10 femelle à éphippie du 24 VII; 11 femelle parthénogénétique du 2 IX.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
mm

bien développé, le 6. VII l'aiguillon le plus petit et un autre assez petit le 2. VIII. Le 24. VII apparut un exemplaire, dont la carapace était munie d'aiguillons comme celle de *C. setosa* et le *fornix* denté était identique à celui de cette espèce. L'exemplaire du 28. IV avait, tout le long de la griffe, une rangée de poils, au lieu d'une rayure délicate, comme le présentent les manuels. Le premier *fornix* pointu apparut dans l'échantillon du 26. V, il deviendra le plus allongé le 20. VII et le 2. VIII. Le 2. VIII un *fornix* petit et plat, chez les ♀♀ à éphippie du 13. X il n'est pas très écarté. Le 2. IX toutes sortes de *fornices*, mais par rapport aux précédents, leur forme n'est pas nouvelle, car la différenciation a eu lieu beaucoup plus tôt. On croirait, en général, que la plus grande différenciation du *fornix* a lieu chez les exemplaires adultes en été et en automne. Il ne peut pas être question ici d'une cyclomorphose telle qu'elle a lieu dans les lacs. Les formes de printemps se ressemblent et ce n'est que plus tard que leur aspect change, mais de diverses façons. On voit par là, que le *fornix* ne peut être considéré comme trait systématique, car son aspect rappelle souvent celui de *C. affinis*, et même *C. setosa*.

Ceriodaphnia megops (Fig. 13: 1—5)

En dehors de *C. reticulata*, c'est l'espèce la plus facile à déterminer, elle ne laisse presque jamais de doute. Les *fornices* ne sont pas aigus et le *postabdomen* très caractéristique n'accuse pas de formes transitoires avec les autres espèces. L'oeil est toujours grand, la carapace parfois munie d'épines. La plus grande diversité se laisse apercevoir dans la forme de la nuque, qui est différente chez chaque exemplaire, ou presque.

Étang A. Les ♀♀ parthén. adultes mesuraient: le 2. VI — 0,62 mm et le 6. VII — 0,79 mm. Les *fornices* sont petits et ronds, les yeux pas très grands. L'aiguillon de la carapace peu écarté, la nuque basse, la tête posée obliquement.

B. La ♀ parthén. du 28. IX qui portait 5 oeufs dans sa chambre incubatrice mesurait 0,91 mm, la ♀ à 5 embryons du 15. V — 0,99 mm. Les plus grandes différences sont à noter dans la forme de la nuque. La plus forte courbure du dos a été aperçue chez l'exemplaire du 28. IV et l'aiguillon de la carapace était le plus grand. La tête de l'exemplaire du 7. V est abaissée. Les *fornices* sont petits et ronds, l'exemplaire du 15. V a l'oeil le plus grand.

C. La ♀ à éphippie mesure 0,85 mm, son oeil est grand, la nuque penchée, le dos pas très proéminent, le *fornix* très petit, rond, l'aiguillon à peine visible.

Ceriodaphnia pulchella (Fig. 13: 6—11)

Étang A. Les limites des dimensions étaient: la ♀ parthén. sans oeufs, du 7. V - 0,83 mm, la ♀ du 17. IX, porteuse d'un oeuf — 0,45 mm et l'exemplaire à éphippie de la même date — 0,56 mm. Le premier de ces exemplaires était de forme arrondie, son *fornix* était petit, également arrondi, la tête petite, la nuque pas très basse, l'aiguillon de la carapace assez visible, donc l'aspect général était du type extrême. L'exemplaire du 17. IX est plus typique, car sa tête est assez grande, oblique, la nuque haute, le *fornix* petit et rond, l'aiguillon de la carapace pas très grand, la proéminence du dos moyenne. Les yeux de grandeur moyenne, varient peu. Au printemps (15. V) on trouve des exemplaires, surtout de jeunes, dont le *fornix* est muni d'un grand crochet arrondi (*C. pulchella pseudohamata*). Ils sont faciles à confondre avec *C. quadrangula hamata*.

B. Ici les dimensions des ♀♀ parthén. oscillaient entre celles de l'exemplaire trouvé le 5. VII avec quatre oeufs et un *fornix* à crochet — 0,69 mm, jusqu'à 0,5 mm que mesurait la ♀ du 19. VII, sans oeufs. La proéminence du dos était la plus grande le 7. V. Les exemplaires adultes de la même date sont munis de *fornices* à grandes

Fig. 12. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine). Étang Pięciomorgowy (A): 1 femelle parthénogénétique du 15 VII; 2 dito, du 13 X; 3 femelle à éphippie du 13 X; étang Ośmiomorgowy I (B): 4 femelle parthénogénétique de la première génération du 7 V; 5 dito, du 15 V; 6 femelle à éphippie du 2 VIII; étang Ośmiomorgowy II (C): 7 femelle parthénogénétique de la première génération du 7 V; 8 femelle parthénogénétique du 20 VII; 9 femelle à éphippies du 13 X.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
mm

croches, cependant placées un peu plus bas et abaissées et ne ressemblent pas à des ailerons, comme celles de *C. quadrangula*. Le 13. X — une ♀ qui avait probablement rejeté son éphippie. Au comble de l'été on trouve, pour la plupart, une grande diversité de formes de *fornix*, tandis qu'aux dates précédentes ils sont, chez la forme typique, toujours arrondis. La tête la plus petite caractérise les exemplaires du mois de mai — dans les mois qui suivent elle se détache plus sensiblement du corps. La nuque est plus oblique et sans creux saisissable. Les yeux les plus petits apparaîssent aussi au mois de mai.

C. La ♀ sans oeufs du 15. IV mesure 0,46 mm, celle du 12. VIII — 0,48 mm, elle a une forme arrondie, son *fornix* est muni d'un petit crochet, l'aiguillon de la carapace, l'oeil et la tête petits, la ligne de la nuque doucement convexe, peu oblique, donc la tête est recourbée. Le *fornix* de l'exemplaire du 17. IX accuse une proéminence située très bas. En revanche le *fornix* de l'exemplaire du 2. IX ressemble à celui de *C. megops*, et sa carapace porte des épines.

Ceriodaphnia quadrangula (Fig. 14: 1—8)

Certains exemplaires bien développés sont munis d'une carapace à épines, ce qui les fait ressembler à *C. setosa*. Les épines apparaîssent aussi sur la nuque, sur le front et avant tout sur les éphippies, très visibles sur leur contour. Si nous avons affaire à la forme *hamata*, il est facile de la distinguer des autres espèces (à part *C. pulchella pseudohamata*) par son *fornix*. Si cela ne suffit pas, on peut essayer d'étudier la griffe, bien que cela ne serve pas à grand' chose, car elle peut être munie d'une rangée de poils, de même que les autres espèces. La qualité par laquelle on peut la distinguer, avec une assurance relative, de *C. setosa*, ce sont les épines placées sur le contour postérieur et inférieur des valves, chez les ♀♀ parthén. aussi au bord du dos. Le *fornix* est aussi trompeur car il accuse une grande diversité de formes (Fig. 17). Les antennes de la Ière paire varient aussi, donc on ne peut pas se baser sur leur aspect.

Étang A. La ♀ parthén. sans oeufs du 26. V et celle à trois oeufs du 2. X mesurait 0,66 mm. Les ♀♀ à éphippies du 14. VI — 0,68 mm et celles du 13. X — 0,6 mm, le ♂ du 2. X — 0,5 mm. La plupart des formes trouvées appartiennent à la forme *hamata*. Cette espèce rappelle un peu par son aspect général *C. pulchella*, mais elle est un peu plus allongée que celle-ci et sa nuque est moins oblique. La tête est la plus petite chez l'exemplaire à trois oeufs du 2. IX (la plus grande quantité d'oeufs trouvée ici). L'exemplaire du 19. VII a une carapace munie d'épines très visibles — il ressemble ainsi non seulement à *C. setosa*, mais à *C. affinis*. Les dimensions de l'oeil varient peu. L'aiguillon de la carapace est un peu plus petit que celui de *C. pulchella*, bien que chez les exemplaires bien développés, comme p. ex. ceux du 2. IX il est aussi très écarté et muni d'une petite épine au bout. Chez les exemplaires bien développés de la forme *hamata*, le *fornix* est très écarté, il est rectangulaire ou à angle obtus et sans épines. Chez la forme jeune du 15. IV on voit déjà le crochet atrophié. Un manque complet du crochet n'a été constaté que chez la ♀ parthén. du 26. V et la ♀ à éphippie du 14. VI. Chez tous les autres le crochet était visible, aussi chez la ♀ á éphippie du 13. X et le ♂ du 2. X.

B. La première ♀ parthén. trouvée le 12. VIII mesurait 0,54 mm, celle du 13. X — 0,75 mm. Les formes jeunes apparaissent déjà au mois d'avril, leur *fornix* est muni d'un petit crochet, à la date du 15. V. L'aspect général et l'oeil ne diffèrent pas de ceux des exemplaires trouvés dans l'étang précédent. La tête la plus petite apparaît chez la ♀ du 12. VIII qui était la seule à porter un grand oeuf. La ♀ du 13. X avait la tête la

Fig. 13. *Ceriodaphnia megops* G. O. Sars. Étang Pięciomorgowy (A): 1 femelle parthénogénétique du 2 VI; 2 dito, du 6 VII; étang Ośmiomorgowy I (B): 3 femelle parthénogénétique de la première génération du 28 IV; 4 jeune femelle parthénogénétique; étang Ośmiomorgowy II (C): 5 femelle à éphippie du 25 VIII. *Ceriodaphnia pulchella* (G. O. Sars). Étang Pięciomorgowy (A): 6 femelle adulte de la première génération du 7 V; étang Ośmiomorgowy I (B): 7 femelle parthénogénétique du 7 V; 8 dito, du 17 IX; 9 femelle à éphippie du 17 IX; 10 dito, du 13 X; étang Ośmiomorgowy II (C): 11 femelle parthénogénétique du 12 VIII.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
mm

plus grande. La forme du *fornix* varie, chez les exemplaires du 12 et 25. VIII il était muni de crochets bien développés, Le *fornix* de l'exemplaire du 13. X est très écarté, sans crochet ni épine.

C. La ♀ parthén. du 25. VI mesure 0,6 mm, celle du 18. VII — 0,67 mm. La ♀ á éphippie mesurant 0,77 mm, a la tête la plus petite et un *fornix* allongé, à épine. Les exemplaires de *C. quadrangula* trouvés ici étaient caractérisés par une nuque haute, la tête posée un peu de biais, bien que plus verticalement que chez *C. pulchella*. Le crochet typique du *fornix* manque, bien que ce dernier soit souvent formé de façons très diverses. L'aiguillon de la carapace en général pas très grand, le plus grand a été aperçu dans l'échantillon du 18. VII. La plus forte courbure du dos observée le 25. VI, la chambre incubatrice contenait 2 oeufs (c'était la plus grande quantité trouvée dans ces échantillons).

Ceriodaphnia affinis (Fig. 14:.9—15)

Par suite de l'armement de l'aiguillon et des valves et, en plus, de la griffe, souvent légèrement pectinée et de la forme du *fornix*, il est facile de la confondre avec l'espèce *C. setosa*.

Étang A. Les ♀♀ parthén. étaient de dimensions diverses: celle du 28. IV à deux embryons — 0,93 mm, celle du 26. V avec um oeuf — 0,59 mm. La courbe la plus accentuée du dos le 28. IV. Bien que les dimensions ne puissent pas servir d'unique base pour la détermination, *C. affinis* paraît être, en général, plus grande que *C. quadrangula* et de forme un peu plus arrondie, surtout en ce qui concerne le contour inférieur. La tête est assez recourbée, la nuque haute. Le 28. IV apparurent les exemplaires les plus menus. A la même date, j'ai trouvé le premier ♂. L'oeil est assez grand, le plus petit le 28. IV. L'aiguillon de la carapace est moyen, un peu plus mince que celui de *C. reticulata*, souvent armé, comme d'ailleurs la nuque, le front et le *fornix*, qui est très variable: le 28. IV il était rond, le 6. VII — allongé et non pointu. Le 22. VII une ♀ de grandes dimensions dont le *fornix* était pointu. Les embryons étaient trouvés tout au plus au nombre de deux (le 28. IV et le 6. VII). Les ♀♀ à éphippies du 4. IV avaient l'aiguillon de la carapace extrêmement petit.

B. La ♀ la mieux développée, mesurant 0,74 mm, avec deux oeufs, a été trouvée le 14. VI. A la même date, la ♀ la plus petite, sans embryons — 0,59 mm, dont la proéminence du dos était la plus grande. Le 25. VI un ♂. Sur l'un des exemplaires adolescents, trouvés le 15. IV ont voit des épines sur les valves, le *fornix* et l'aiguillon de la carapace. L'aiguillon de la carapace est plutôt très petit. Les *fornices* très divers: le 15. IV légèrement allongés et dentés, le 7. V avec un crochet, le 14. VI étaient assez grands, le 2. IX arrondis avec une proéminence au bord. Le ♂, trouvé le 25. VI avait le *fornix* muni d'une épine.

C. L'unique ♀ parthén. trouvée le 6. VII avec deux oeufs, mesurait 0,75 mm, son dos était peu recourbé. Sa forme était allongée, sa tête petite et posée de biais, sa nuque haute, son *fornix* proéminent, son aiguillon de la carapace petit, large à la base, son oeil assez grand. Les exemplaires du 21. VII et du 25. VII avaient les *fornices* pointus, avec une épine au bout. La ♀ á éphippie du 25. VIII était allongée, ovale, longue de 0,78 mm, son dos n'était pas proéminent, sa tête moyenne, l'aiguillon de la carapace bien visible, le *fornix* peu allongé, à épine. Le ♂ trouvé le 13. X avait l'oeil et la tête grands et le dos droit (de même que les exemplaires de l'étang précédent).

Fig. 14. *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller). Étang Pięciomorgowy (A): 1 femelle parthénogénétique du 26 V; 2 dito, du 2 IX; 3 mâle du 2 X; 4 femelle à éphippie du 13 X; étang Ośmiomorgowy I (B): 5 femelle parthénogénétique du 12 VIII; 6 dito, du 13 X; étang Ośmiomorgowy II (C): 7 femelle parthénogénétique du 25 VI; 8 femelle à éphippie du 25 VIII. *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg. Étang Pięciomorgowy (A): 9 femelle parthénogénétique de la première génération du 28 IV; 10 femelle parthénogénétique du 26 V; 11 dito, du 6 VII; étang Ośmiomorgowy I (B): 12 femelle parthénogénétique du 14 VI; 13 dito, du 6 VII; étang Ośmiomorgowy II (C): 14 jeune femelle du 15 IV; 15 femelle à éphippie du 25 VIII.

1
2
3
4
5
mm
6
7
8
9
10
11
mm

Ceriodaphnia setosa (Fig. 15: 1—3)

Espèce rare en général, ici très peu nombreuse. Apparaît au comble de l'été et disparaît très vite. Le trait caractéristique considéré comme essentiel — les épines qui la distinguent, à ce qu'on dit, de toutes les autres espèces du genre *Ceriodaphnia* est bien trompeur, parce que chaque espèce, ou presque, de ce genre comprend parfois des individus, dont les valves sont munies d'épines. Ceci n'est pas une règle, mais arrive assez souvent, surtout si les exemplaires sont adultes et bien nourris. Un trait caractéristique un peu plus sûr est la présence des épines sur les bords postérieur et supérieur de la carapace. Les griffes terminales ressemblent souvent à celles de *C. affinis*, par conséquent, l'on trouve parfois des individus qui possèdent les qualités caractéristiques de deux espèces — d'une part la griffe à rangée de poils de longueur diverse et d'autre part, les épines de la carapace, visibles aussi aux contours. Les épines qui apparaissent sur les contours de la nuque, du front et du *fornix* ne prouvent rien, puisqu'elles apparaissent aussi, bien qu'en nombre moindre, chez *C. quadrangula*, *C. affinis*, *C. reticulata* et parfois aussi chez *C. pulchella*. Comme une qualité caractéristique jusqu'à un certain point pourraient être considérées les antennes de la Ière paire, mais parfois leur particularité est à peine visible.

Étang A. Les jeunes individus avec des épines peu développées apparaissent pour la première fois le 15. VII. Dans cet échantillon l'on voit la dominance bien précisée du genre *Ceriodaphnia* dont l'espèce la mieux développée était *C. affinis*. Le 20. VII *C. setosa* apparaît déjà en grand nombre. Elle ressemble beaucoup à *C. quadrangula* et *C. affinis*, à cette différence près, qu'elle est munie d'aiguillons nombreux et longs sur le bord supérieur et sur la nuque. La seule ♀ parthén. bien développée, porteuse de trois grands embryons, de 24. VII, mesurait 0,99 mm. Sa forme était oblongue, la tête moyenne, la nuque pas très haute, à creux, l'oeil assez grand. Elle atteignait la plus grande hauteur dans la partie postérieure du corps, l'aiguillon de la carapace était de longueur moyenne et assez fin, le *fornix* très allongé, mais non aiguisé. Les ♀♀ du 22. VII ont le dos assez droit, les *fornices* très dentés sur le bord inférieur de la pointe, ils diffèrent de *C. affinis* par de nombreux aiguillons sur le bord ultérieur de la carapace.

B. Le 2. X une forme non typique, à petite quantité d'épines, à la griffe tout à fait lisse, au *fornix* dont l'angle était à peine visible, comme celui de *C. quadranbula*.

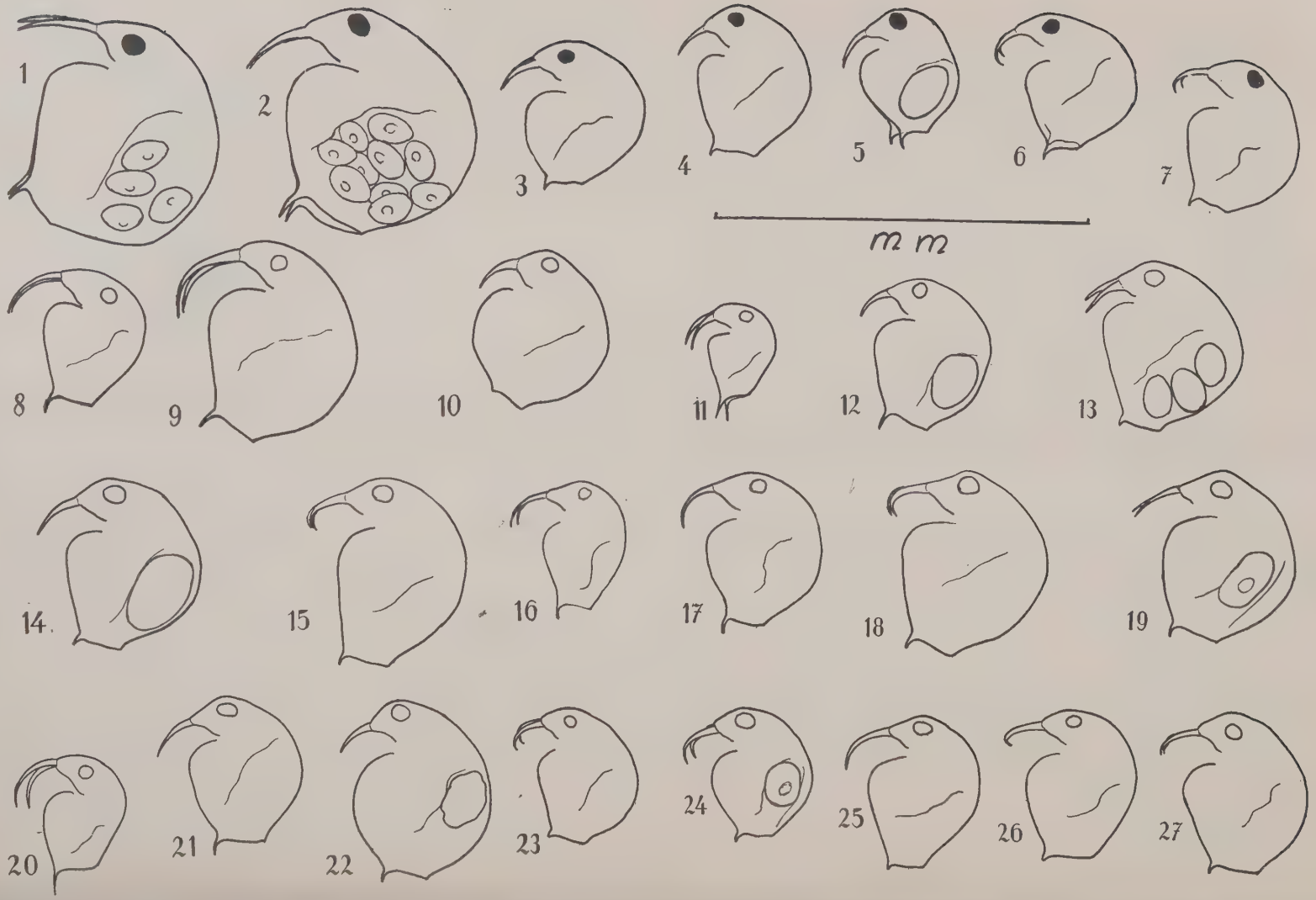
C. La ♀ parthén. trouvé le 22. VII porteuse d'un embryon, mesurait 0,63 mm, sa forme était ovale, sa tête pas très grande, sa nuque retombait sans creux, son *fornix* n'était pas très allongé et portait deux dents, son oeil était assez grand, l'aiguillon de la carapace et le bord postérieur de la carapace munis d'épines.

Quant aux deux dernières espèces du genre *Ceriodaphnia*, bien qu'ils aient été capturés par individus isolés seulement, on peut se rendre compte, même d'après ces données peu nombreuses qu'elles sont aussi très variables:

Ceriodaphnia laticaudata (Fig. 15: 4—5)

Étang B. L'exemplaire trouvé le 2. VI sans embryons mesure 0,65 mm, il est à peu près rond, sa tête est petite, légèrement oblique, l'oeil petit, la nuque égale, retombante, le *fornix* petit et arrondi, l'aiguillon très court et large à la base.

Fig. 15. *Ceriodaphnia setosa* Matile. Étang Pięciomorgowy (A): 1 jeune femelle du 25 VIII; 2 femelle adulte de la première génération du 24 VII; étang Ośmiomorgowy II (C): 3 femelle parthénogénétique du 22 VII. *Ceriodaphnia laticaudata* P. E. Müller. Étang Ośmiomorgowy I (B): 4 jeune femelle parthénogénétique du 2 VI; étang Ośmiomorgowy II: 5 femelle parthénogénétique adulte du 14 VI. *Ceriodaphnia rotunda* G. O. Sars. Étang Pięciomorgowy (A): 6 femelle parthénogénétique du 25 VIII; étang Ośmiomorgowy II (C): 7 femelle parthénogénétique du 24 VII. *Acroperus harpae* Baird. Étang Pięciomorgowy (A): 8 femelle parthénogénétique forme à tête haute du 2 X; 9 dito, forme à tête basse du 13 X. *Polyphemus pediculus* (Linné). Étang Pięciomorgowy (A): 10 femelle porteuse d'oeufs durables, les crins du courts, du 15 V., étang Ośmiomorgowy II: 11 femelle parthénogénétique, les crins du longs, du 2 VIII.


1
2
3
4
5
6
7
mm
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

C. L'exemplaire trouvé le 14. VI avec quatre oeufs mesurait 0,74 mm, sa tête était petite, très écartée, la nuque droite et retombante, l'oeil petit, le *fornix* petit et arrondi, la forme de la carapace du tronc presque carée. L'aiguillon de la carapace dirigé vers le haut, court et très large.

Ceriodaphnia rotunda (Fig. 15: 6—7)

Étang A. L'exemplaire trouvé le 25. VIII avec un oeuf, mesurait 0,54 mm. Sa forme n'était pas très arrondie, la tête était moyenne, la nuque haute et tombante, légèrement creuse, le *fornix* petit mais allongé en forme d'une protubérance large et courte (Fig. 17: 8), l'aiguillon de la carapace pas très grand.

C. L'exemplaire trouvé le 24. VII, porteur de trois embryons, mesurait 0,77 mm. Sa forme était très arrondie, il avait la tête petite, aplatie, la nuque basse, l'oeil moyen, le *fornix* petit mais allongé, l'aiguillon de la carapace et les bords postérieur et supérieur munis d'épines.

Bosmina longirostris (Fig. 16)

J'ai aperçu plusieurs formes de cette espèce. Cependant je ne me servirai de leurs noms (suivant Wagler 1937) que pour orienter le lecteur dans les cas extrêmes, parce que, de même que pour les espèces précédentes, on peut établir toute une série continue de variantes et que, de plus, il serait difficile de trouver deux exemplaires d'aspect identique.

Étang A. La longueur des ♀♀ parthén. oscille entre 0,33 mm (21. VII) et 0,6 mm (7. V). La ♀ du 15. IV porteuse de quatre embryons mesurait 0,46 mm et celle du 7. V — 0,57 mm. Les formes printanières (plus ou moins du 7. V) sont plus grandes et leur dos est plus proéminent. Elles appartiennent plus ou moins toutes à la forma *typica*. Les Ières antennes des jeunes individus sont, le plus souvent, longues, fortement recourbées et leur courbure est assez égale. Les différences deviennent visibles chez les adultes, où les formes extrêmes sont toujours plus rares; il est donc difficile d'apercevoir la continuité et l'uniformité des variations. Les exemplaires trouvés entre le 15. IV et la fin du mois de mai, avaient les Ières antennes de longueur moyenne, plutôt droites, légèrement recourbées dans la moitié distale. Au VII^{ème} mois apparaissent les formes dont les I^{ères} antennes sont courtes et peu recourbées. La forme typique *cornuta* apparaît le 15. VI et le 19. VII, ensuite seulement au début du X. L'oeil de taille maximum apparait chez les formes adultes du V, bien que ces formes avaient au cours de leur croissance l'oeil plutôt petit. En revanche les *mucrones* sont toujours plus longs chez les jeunes. En ce qui concerne la longueur, l'aiguisement, l'épaisseur et le sens, de grandes différences individuelles se laissent constater. Les exemplaires jeunes les ont souvent longs, posés sur une base large, ce par quoi ils ressemblent à ceux de *B. coregoni* f. *berolinensis*. De même, les Ières antennes étaient longues. Le *mucro* des formes adultes est toujours dirigé vers le bas d'abord, et après seulement recourbé vers l'arrière. Les bords postérieurs des valves ne varient pour la plupart pas, ou peu. La chambre incubatrice la mieux développée apparaît dans la première moitié du V et c'est alors qu'elle contient le plus grand nombre d'embryons. Le maximum observé le 7. V — 9 embryons; le 21. VII j'ai trouvé une forme menue porteuse d'un seul embryon.

Fig. 16. *Bosmina longirostris* (O. F. Müller). Étang Pięciomorgowy (A): 1 femelle parthénogénétique de la première génération du 7 V; 2 dito; 3 femelle parthénogénétique du 6 VII; 4 dito, du 17 VII; 5 dito, du 21 VII; 6 dito, du 2 IX; 7 dito; étang Ośmiomorgowy I (B): 8 jeune femelle du 7 V; 9 femelle parthénogénétique du 7 V; 10 dito, du 14 VI; 11 jeune femelle du 20 VII; 12 femelle parthénogénétique du 21 VII; 13 dito, du 2 IX; 14 dito, du 17 IX; 15 dito, du 2 X; 16 jeune femelle du 13 X; 17 femelle parthénogénétique du 13 X; 18 dito; 19 femelle à éphippie du 13 X; étang Ośmiomorgowy II (C): 20 jeune femelle du 7 V; 21 femelle parthénogénétique du 26 V; 22 dito, du 22 VII; 23 dito, du 17 IX; 24 femelle à éphippie du 17 IX; 25 femelle parthénogénétique du 13 X; 26 dito; 27 dito.

B. Les premières ♀♀ adultes du 7. V ne portaient pas d'embryons (il est possible qu'ils aient déjà quitté les chambres incubatrices). La longueur des ♀♀ adultes était de 0,3 jusqu'à 0,49 mm, donc les formes étaient plus menues et les oscillations moindres que dans l'étang précédent. Malgré une apparition nombreuse, peu de ♀♀ étaient porteuses d'embryons. En général moins de variabilité dans la morphologie. Les Ières antennes des jeunes individus sont à peu près comme celles de l'étang précédent. Les formes à antennes plus courtes apparaissent un peu plus tard, dans le début de VI. Les antennes des formes adultes sont déjà en V caractérisées par une courbe uniforme un peu plus grande. Les antennes de la I^{ère} paire extrêmement courtes, plus ou moins recourbées, apparaissent le 14. VI. De même que dans l'étang précédent, chaque individu est différent: il ne saurait être question ici d'une variabilité régulière qui embrasserait un plus grand nombre d'individus. On peut noter seulement, à certaines périodes, quelques extrêmes. Le 17. IX apparurent pour la dernière fois les I^{ères} antennes courtes. La forme *cornuta* apparaît pour la première fois le 28. IV et ensuite seulement le 2. X, cependant, parmi les autres formes, elle est très rare. L'oeil est également soumis à une grande variabilité individuelle. On peut constater seulement, une certaine prédominance d'yeux grands au début de l'été, un peu plus grande au mois d'octobre. Le mucron se laisse caractériser plus ou moins de la même façon que celui des exemplaires de l'étang A. Le mucron de l'exemplaire trouvé le 14. VI était à peine indiqué. Les bords postérieurs des valves basses, ne varient la plupart du temps que peu, comme dans le cas précédent. La chambre incubatrice moins bien développée que chez les exemplaires de l'étang précédent, toujours vide. Le 2. IX tout au plus trois embryons, et le 21. VII les ♀♀ portaient un embryon chacune.

C. Le 7. V dans cet étang, que des exemplaires jeunes, d'ailleurs typiques pour les étangs précédents (mucrons longs et la I^{ère} antenne très recourbée). Les ♀♀ porteuses d'embryons mesuraient 0,34 mm (17. IX) jusqu'à 0,46 mm (le 22. VII). La variabilité de la forme est petite. Déjà le 26. V j'ai observé un certain raccourcissement des antennes de la I^{ère} paire, et le 22. VII ces antennes sont déjà tout à fait courtes. Celles dont la longueur est typique, comme c'était le cas dans les étangs examinés précédemment, n'apparaissent pas du tout. Les premiers exemplaires *B. l. cornuta*, évidemment parmi les autres formes, apparaissent le 17. IX. Les antennes étaient fortement recourbées en forme de crochet chez un exemplaire du 13. X. L'oeil était chez la plupart de taille moyenne. L'oeil le plus grand a été trouvé le 26. V et le 17. IX; à la même date, un exemplaire avec l'oeil de la plus petite taille. Mucron le plus court, épais et arrondi, recourbé visiblement vers le bas, apparaît en quantité la plus grande dans la première moitié du mois de septembre. Sa variabilité est la plus régulière dans cet étang. Les chambres incubatrices, en général, développées médiocrement, contiennent parfois un seul embryon (le 22. VII, le 2. IX, le 17. IX).

Acroperus harpae (Fig. 15: 8—9)

Étang A. Les dimensions oscillent de 0,5 à 0,8 mm. Les plus grandes différences apparaissent dans la forme de la tête et l'emplacement des yeux, une crête bien nette apparaît le 12. VIII et le 2. X les yeux les plus rapprochés du 24. VII au 2. X. La ♀ à éphippie du 13. X à la tête la plus basse. Deux embryons au plus, le 12. VIII.

B. Les ♀♀ à éphippies sont plus petites que les ♀♀ parthén. (phénomène fréquent, par ex. chez *Eurycercus lamellatus*). La variabilité moins grande que précédemment, la crête la plus haute relativement fut trouvée le 24. VII, les yeux n'etaient pas placés très bas. La ♀ la plus petite apparut le 15. IV, la plus grande le 24. VII.

C. L'individu du 25. VI à deux embryons, avait la crête la plus haute. L'individu le plus petit, à un embryon, était trouvé le 14. VI, le plus grand le 12. VIII. Le 25. VIII encore deux exemplaires à crête.

Polyphemus pediculus (Fig. 15: 10—11)

La seule chose qu'on puisse dire ici sur cette espèce, c'est qu'en dehors des oscillations dans les dimensions du corps (et que souvent les ♀♀ à oeufs durables sont plus petites que les ♀♀ parthén.) elle est caractérisée par la variabilité de la longueur du post-

abdomen et l'emplacement des deux soies dont il est garni. Le 6. VII j'ai trouvé dans l'étang B des exemplaires qui avaient ces soies, mais de taille maximum, il nous a apparu que ces formes sont assez courantes en été.

2. *Résultats et discussion*

a) Traits communs

Un des rares traits communs qui caractérise la plupart des espèces considérées, est la grande quantité d'oeufs portés, jusqu'à 50 chez *Daphnia longispina* et la plus grande importance de la chambre incubatrice vers la fin du printemps; il s'ensuit alors quelques différences morphologiques: dos plus arrondi et tête plus petite par rapport au tronc. Ceci reste en rapport avec la grande reproductivité de la population pendant cette époque (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*). Il faut souligner de plus, qu'en été, les femelles à éphippie sont souvent plus petites que les femelles parthén. (*Eurycercus*, *Acroperus*, *Polyphemus*). La première génération de Cladocères éclose au printemps d'oeufs durables, démontre certains traits, dont les générations suivantes sont complètement ou presque complètement dépourvues. Ainsi les spécimens qui atteignent la maturité en avril et en mai, sont bien développés et de grande taille; leur couleur est jaune foncé; les détails morphologiques caractéristiques sont bien visibles. Ceci a probablement pour cause un retard de la maturité par suite de la température encore basse de l'eau (Kallinowsky 1955). Les générations suivantes commencent la reproduction parthénogénétique mais leur taille est beaucoup plus petite et leur coloration moins intense. Au mois de mai déjà il devient impossible de saisir le nombre des générations successives, ce que j'ai déjà mentionné en parlant de l'apparition de *Daphnia longispina*.

b) *Ceriodaphnia*

Il faut souligner avant tout, que dans les trois étangs de Sarnów, soumis à l'étude, apparaissaient toutes les espèces européennes. Dans les chapitres précédents je citais plusieurs fois ce genre comme un indice probablement très sensible, des modifications du milieu. Je tâcherai maintenant d'approfondir cette question du point de vue de la morphologie.

Plusieurs espèces de ce genre, et surtout: *C. reticulata*, *C. pulchella*, *C. quadrangula*, *C. affinis* et *C. setosa* tendent à présenter les plus grandes diversités morphologiques. D'après mes observations, après une période d'apparition des exemplaires de diverses espèces, exemplaires qui se ressemblent entre eux et qui, au premier coup d'oeil, ont un aspect assez uniforme — commence la diversité morphologique la plus grande. Ce phénomène ne consiste pourtant pas en une transformation de tous les individus suivant une ligne uniforme et commune à tous et conduisant un aspect modifié dans un sens déterminé. Bien au contraire — et qu'il me soit permis de formuler un paradoxe apparent: le trait commun des grandes lignes de transformation morphologique des espèces consiste justement dans leur divergence dans les cadres de l'espèce.

Par le mot «divergence» j'entends la plus grande diversité acquise par les différentes qualités morphologiques de la même espèce. On peut donc dire, qu'il est question ici d'une sorte de divergence dans les cadres de l'espèce et de convergence entre les espèces.

C'est dans cette situation que prennent naissance de nombreuses formes transitoires, mais cette fois-ci d'une autre façon que dans le cas de *Bosmina longirostris* — car entre les espèces reconnues comme «bonnes». Il y a un certain temps déjà qu'on a remarqué la tendance de *Cerio-*

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

daphnia à une grande variabilité. Wagler (1937) cite, d'après Drost un grand nombre de variantes qui étaient considérées comme espèces, Šrámek-Hušek (1948) cependant est d'avis que dans certains cas il faudrait les reconnaître pourtant comme espèces. Sans essayer de trancher cette question, je me borne à rapporter les faits que j'ai observés.

Dans le même échantillon on trouvait plusieurs formes très diverses du *fornix* chez les individus appartenant à la même espèce. Il est évident que certaines formes du *fornix* étaient les mêmes dans le cadre de la même espèce, et parfois étaient identiques au fornix d'une autre espèce (v. Fig. 17: 1—8).

Une analyse détaillée prouve que toutes nos espèces sans exception, du genre *Ceriodaphnia* peuvent être munies parfois d'épines sur la carapace, plus ou moins développées — détail que les manuels considèrent comme un trait caractéristique seulement pour l'espèce *Ceriodaphnia setosa*. Cependant, comme je l'ai déjà dit, ce n'est que pour cette espèce qu'ils sont très visibles sur le contour du corps, sur le bord postérieur et supérieur de la carapace (ils apparaissent sur la nuque chez *C. affinis*, *C. reticulata* et même *C. quadrangula*). De plus, *C. quadrangula* est munie d'épines très denses et fortes qui couvrent toute l'éphippie et dépassent son contour supérieur.

On peut donc conclure, que le genre *Ceriodaphnia* dans son ensemble, est très plastique et très sensible à l'influence du milieu, dont la variabilité amène toutes sortes d'écarts des règles décrites par les manuels.

La conclusion qui s'impose donc est la suivante: dans un milieu fortement astatique des qualités morphologiques essentielles des formes qui l'habitent peuvent être trompeuses.

En plus, s'il s'agit de taxonomie, il devient évident que la méthode morphologique ne suffit plus. Se basant sur l'observation du groupe *Bosmina coregoni*, Lieder (1953) exprime une opinion qui corrobore en quelque sorte ces réflexions, à savoir que: pour établir l'importance taxonomique d'une race donnée, l'appréciation du degré de la convergence sexuelle et de la possibilité de bastardisation des spécimens — est plus importante que l'analyse comparée de leurs formes. A part cela, on connaît l'application, dans ce domaine, de méthodes sérologiques et aussi chromatographiques (Michejda 1956), il apparaît néanmoins qu'aucune d'entre elles prise individuellement, ne présente un tableau capable de répondre à toutes les questions plus compliquées. Peut-être leur application simultanée, suivie d'une analyse critique, amenerait le résultat voulu.

Les questions étudiées ici se rattachent étroitement au problème des «anomalies morphologiques» souvent trouvées par ex. dans le genre *Alona* (Rammner 1930, Weigold 1910, Herr 1917).

c) La cyclomorphose

La première question qui se pose est: peut-on, en parlant de phénomènes morphologiques, décrits ci-dessus et qui concernent les Cladocères des étangs, se servir de ce terme (qui, d'après Lieder 1951b, s'étend aussi à la variabilité de la taille et à la quantité d'oeufs dans les chambres incubatrices), qui est en usage pour définir les phénomènes dont le cours dans la biologie des espèces lacustres est continu et uniforme?

En se basant sur les données concernant les Cladocères lacustres et comparant ces données avec mes observations, il faudrait considérer les cyclomorphoses quasi

Fig. 17. Les formes de fornix, trouvées dans le genre *Ceriodaphnia*. 1 *Ceriodaphnia reticulata*; 2 *C. megops*; 3 *C. pulchella*; 4 *C. quadrangula*; 5 *C. quadrangula* — la tête et le fornix posés de biais; 6 *C. affinis*; 7 *C. setosa*; 8 *C. rotunda*; 9 *C. pulchella* — la tête et le bord postérieur de la carapace munis d'épines; 10 divers degrés du développement de la corne chez *Scapholeberis mucronata*.

uniformes des espèces lacustres, peut-être comme le résultat de l'homogénéité des conditions qui règnent dans la zone pélagique et de leurs modifications lentes dans un sens unique. Depuis longtemps cependant les limnologistes sont d'avis que, du point de vue de la systématique, ces phénomènes ne peuvent guère être généralisés pour des réservoirs divers, puisque, dans chaque lac, ils se produisent différemment.

Ainsi naquit la notion de biotype, comme une unité écologique et systématique, comprenant les individus de telle espèce apparaissant dans un seul lac.

Il est évident que la situation est pareille lorsqu'il s'agit d'étangs. Comme je l'ai dit déjà, les divers étangs influencent de diverses façons la variabilité des espèces. Ainsi p. ex. les antennes de la Ière paire de *Bosmina longirostris* se modifient différemment dans chacun des trois étangs étudiés. La même chose se rapporte aux autres traits morphologiques des autres espèces.

J'ai souligné plusieurs fois, qu'il est difficile de saisir la continuité et l'uniformité des modifications morphologiques — on peut seulement discerner l'apparition de certains extrêmes dans la structure d'organes particuliers, apparaissant à certaines époques et différents pour chaque année.

Dans les étangs de même que dans les lacs, la variabilité périodique est probablement conditionnée par l'astatique du milieu (d'après Lieder 1951 b : par la température) et — ce qui est essentiel — réfléchit cette astatique. Quelques auteurs contemporains (Manuilova 1948) rattachent parfois le phénomène de la cyclomorphose à la variabilité de conditions physiques du milieu aquatique — à sa viscosité — suivant la théorie d'Ostwald (1903) et de Wesenberg-Lund (1900). Il paraît cependant que Bowkiewicz (1929) et Lieder (1951 a) ont prouvé de façon assez convaincante, que ce n'est pas là qu'il faut chercher les causes des modifications morphologiques des êtres planctoniques.

En ce qui concerne les espèces qui habitent les étangs on peut observer que — sans exagération aucune — chaque individu est différent des autres.

L'étude de toutes ces possibilités va nous mener je le crois à la conclusion que dans les étangs à poissons étudiés la cyclomorphose doit être considérée comme la différenciation de morphologie qui progresse vers le comble de l'été.

Suivant Wesenberg-Lund (1910) tout ce qui a été dit concerne aussi la cyclomorphose du genre *Daphnia* entier dont tous les individus d'hiver, dans le lac, se ressemblent pour ne se différencier qu'en été en divers biotypes, considérés parfois comme espèces indépendantes.

d) Diversité de forme

Admettant, avec Stangenberg (1938) et d'autres auteurs, l'astatique et la diversité du milieu aquatique dans l'étang, il apparaît que ce sont des conditions favorables à la manifestation d'une grande différenciation de la morphologie. Autrement dit, plusieurs ensembles différents des qualités du milieu libèrent les possibilités créatrices des formes existant, à l'état de potentiels, dans l'organisme du Cladocère. Ces possibilités sont assez nombreuses pour permettre la production de nombreux individus qu'il est difficile de ranger dans telle ou telle espèce. Un avis très rapproché exprime, par rapport aux Cladocères lacustres, Lieder (1952) (en critiquant l'opinion de Woltereck suivant laquelle les genomes de tous les individus d'une population sont identiques): „Es ist vielmehr deutlich, daß auch in ihnen ein beträchtlicher Reichtum latenter, potentieller Erbmannigfaltigkeit steckt, der die Populationen befähigt, sich Ver-

änderungen des Biotops ‚zweckgerichtet anzupassen...“ Les exemplaires du début de l'été, de la seconde et des suivantes générations, et surtout les exemplaires jeunes, sont parfois difficiles à déterminer par suite de leur forme «indécise». Ceci devient très visible sur l'exemple d'individus du genre *Ceriodaphnia*. En ce qui concerne le genre *Daphnia*, c'est juste le contraire, car au début de l'été *D. pulex* diffère sensiblement de *D. longispina* mais avec le temps les différences d'aspect disparaissent parfois. Il s'ensuit, que les exemplaires grands, bien nourris, et tout à fait mûrs, manifestent beaucoup plus visiblement les qualités de structure caractéristique pour leur espèce.

Ajoutons entre parenthèses que la découverte d'un détail morphologique demande parfois un éclairage spécifique et ce n'est qu'après une longue manipulation du miroir du microscope que ce détail se laisse apercevoir.

La plus riche différenciation des formes a lieu au comble de l'été, au mois d'août. Il est caractéristique, que dans chaque réservoir la diversité des formes va de pair avec le développement numérique de la population à l'époque donnée. Ceci paraît corroborer mon opinion sur les possibilités pratiquement illimitées, créatrices des formes, chez certains Cladocères. On peut risquer l'opinion que, plus est abondante la population de l'espèce, plus sont nombreuses les formes sous lesquelles peuvent se manifester ses individus.

Il est clair que le plus grand développement des formes ne va pas nécessairement de pair avec l'époque de la plus grande reproduction des individus, qui, d'après mes observations, a lieu pour les espèces considérées au mois de mai, tout au moins pour la plupart.

Remarquons, que la diversité de trois étangs considérés se manifeste encore par le fait que la richesse du développement des formes de diverses espèces et la proportion numérique des diverses formes est différente pour chaque étang (ainsi, *Bosmina longirostris* manifeste la plus grande divergence de formes dans l'étang Pięciomorgowy (A), où sa fréquence est la moindre).

Cette diversité de formes des Cladocères a beaucoup d'importance pour l'observateur, qui étudie ce groupe d'animaux dont la classification est parfois si difficile ce que souligne aussi Lieder (1951b) en étudiant les «chaînes» cyclomorphotiques. On sait bien que chaque spécialiste se heurte à des difficultés de ce genre, mais il paraît que, dans le cas des Cladocères des étangs à poissons, ce fait se manifeste avec plus de brutalité. Etant donnée cette diversité de formes, il est imprudent de se baser sur des traits aussi variables que les dimensions du corps et les épines de la carapace, p. ex. en ce qui concerne le cas de *Scapholeberis* et *Ceriodaphnia*. On peut exprimer la même opinion en ce qui concerne l'armement de la griffe et les *fornices* de *Ceriodaphnia* au comble de l'été. *Daphnia longispina* et *D. pulex* se ressemblent à cette époque de si près, que la seule qualité que l'on puisse prendre en considération pour le classement est la structure du postabdomen et de sa griffe terminale. Dans ce cas, d'ailleurs, le problème est facile, car l'existence de la griffe pectinée est une qualitié indispensable et suffisante pour classer l'individu dans l'espèce *D. pulex* (Rammner 1933).

Dans d'autres cas, surtout pour le genre *Ceriodaphnia*, on trouve beaucoup d'exemplaires qui sont en quelque sorte des formes transitoires entre les diverses espèces ou leurs variétés. Ainsi, comme je l'ai dit, une délimitation précise des formes de *Scapholeberis mucronata* : *cornuta* et *fronte-laevi*, devient impossible si l'on compare dans l'échantillon plusieurs exemplaires dont la corne est chaque fois inégalement développée, parfois même complètement atrophiée (Fig. 16: 10). On considère généralement les épines sur la carapace de *Scapholeberis* comme une des qualités

essentielles de l'espèce *Sc. erinaceus*. Or, j'ai trouvé dans mes échantillons plusieurs exemplaires de *Scapholeberis* à épines dont les autres qualités morphologiques indiquaient sans aucun doute, qu'il s'imposait de les classer dans l'espèce *Scapholeberis mucronata*.

Il est aussi difficile de classer dans telle forme certains exemplaires de *Bosmina longirostris*, bien que cette forme soit aussi facile à distinguer que la forme *cornuta*. RAMMNER (1933) s'occupe, dans ses précieux ouvrages sur la morphométrie, des degrés de ressemblance à la forme extrême.

V. CONSIDÉRATIONS FINALES

Plusieurs hydrobiologistes (ne citons que KOTZIAS 1924) admettent que l'étang dans son ensemble est considéré comme un fragment de la région littorale d'un grand lac. Cela pourrait être plus ou moins juste en ce qui concerne les conditions physiques, mais n'est pas corroboré par l'état des choses dans la population de Cladocères.

Les résultats des observations rapportées dans les trois chapitres de cet ouvrage paraissent indiquer qu'on ne peut pas considérer automatiquement les étangs comme des parties détachées d'un grand lac.

Le chapitre II démontre que certaines espèces de Cladocères (surtout *Daphnia pulex*) occupent, dans l'étang, une région d'apparition nettement délimitée et que les autres, tout en respectant certaines régularités dans la distribution, manifestent des différences quant aux lieux d'habitation, même dans les étangs voisins (*Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum* et autres). Dans chaque réservoir étudié, plusieurs espèces manifestaient une fréquence différente des cycles sexuels (p. ex. *Daphnia longispina*, *Scapholeberis mucronata*). Les deux derniers phénomènes prouvent une grande diversité des étangs, même s'ils sont voisins l'un de l'autre et réunis. Donc les différences entre les lacs et les étangs seront d'autant plus grandes.

Les données du chapitre III démontrent que dans certains cas, la quantité de Cladocères dans les étangs, est quelques dizaines de fois plus grande que celle des lacs.

Les observations concernant la morphologie et la systématique (chap. IV) démontrent l'astatique de forme, caractéristique pour les étangs, et non pour les lacs, une grande amplitude des oscillations et une quantité étendue de combinaisons entre les qualités morphologiques, considérées souvent comme déterminantes dans le critère des espèces de Cladocères.

Disons donc pour nous résumer, que la définition générale de l'étang comme une partie non différenciée du point de vue de la faune (comme le voulait, par rapport au plancton, ZACHARIAS 1898) — du littoral lacustre, peut conduire à plusieurs erreurs.

Les changements de température, pendant la période de la prise d'échantillons, bien que sensibles, avaient, dans leur ensemble, peu d'influence sur l'abondance de l'apparition du plancton en général et spécialement des Cladocères. Cependant KREUTNER (1934) est d'avis qu'on doit rattacher les différences dans l'apparition des Cladocères dans les années successives, aux changements des conditions climatiques. Il paraît toutefois indiscutable, que le temps qu'il fait au moment même de la prise d'échantillons, influence momentanément la fréquence des exemplaires. Il paraît qu'une forte irradiation du soleil amène la fuite du plancton vers le littoral et dans les régions plus profondes de l'étang, ce qui est démontré, p. ex. par la pauvreté de l'échantillon qualitatif de ce jour, comparativement à l'échantillon

quantitatif, pris dans la région la plus profonde du réservoir (25. VI). La situation thermique, qui est d'ailleurs très intéressante dans les étangs, exerce sans aucun doute son influence sur les migrations du plancton (Sedlmeyer 1931).

Le plancton qui, à partir de la moitié du mois d'avril, apparaît toujours en abondance dans les échantillons, subit une sorte de dépression au cours de l'été. Dans la région d'eau libre cette dépression, dans tous les trois étangs, a lieu au mois de juillet. Cependant, dans le littoral de l'étang Pięciomorgowy (A) elle ne se manifeste que peu et seulement au mois d'octobre. Dans les deux autres réservoirs — au mois d'août et d'une façon nette dans l'Ośmiomorgowy I (B) à partir du 12. VIII, et dans l'Ośmiomorgowy II (C) — à partir du 2. VIII. Il est possible que ce phénomène, au moins en ce qui concerne la région d'eau libre, a trait au développement de la fleur d'eau, ou plutôt à certains stades de celle-ci, qu'un botaniste devrait étudier en détail. La pauvreté de la faune de Cladocères ne se manifestait plus dans la période où la fleur d'eau était à son comble. Elle est cependant visible plus tôt dans ces trois étangs au moment précis du développement de la fleur d'eau (à peu près entre le 20. VI et jusqu'au 20. VII). La disparition de la fleur d'eau commence très tôt dans l'Ośmiomorgowy II (C), déjà le 2. VIII, mais encore le 25. VIII on peut trouver dans le plancton les exemplaires déformés d'*Anabaena*. Il est possible, que les mêmes facteurs amènent simultanément le développement du phytoplancton et la dépression des Cladocères, ou bien il faut en chercher la cause dans la diminution du nombre de bactéries et du nannoplancton (Manuilova 1956). Je puis donc, sur l'exemple de l'objet de mes études, donner raison aux auteurs qui affirment, que pendant la fleur d'eau le zooplancton est peu abondant (Nordqvist 1921, Novaček 1935, Manuilova 1956) — comme à ceux, qui sont d'un avis contraire (Weimann 1938 d'après Wunder). Ce phénomène dépend donc probablement du stade de la fleur d'eau. A l'époque de la fleur d'eau, dans les échantillons qualitatifs manquent: *Polyphemus pediculus*, *Eurycercus lamellatus*, *Simocephalus vetulus* et quelques autres. En revanche augmente la fréquence de: *Diaphanosoma brachyurum* et du genre *Ceriodaphnia*. *Daphnia longispina*, surtout avant la période finale de la fleur d'eau, apparaît uniquement dans les échantillons de la région d'eau libre.

La dépression dans le littoral peut être causée par la baisse sensible du niveau de l'eau et la dessication d'une grande partie de ce milieu.

Passant en revue les échantillons de différentes années, j'ai remarqué, que, dans les saisons consécutives, la dominance ne se répète pas. En 1952 dans le plancton du début de l'été dominait *Diaphanosoma brachyurum*. Au mois de juin 1951, l'échantillon de la vase du fond était composé presqu'uniquement de carapaces de *Bosmina longirostris cornuta*, bien que dans le plancton apparut une autre forme de cette espèce, et en petite quantité. Cela prouve, que la forme *cornuta* apparaissait en masse dans une période plus précoce de cette saison (les carapaces se trouvaient à la surface de la couche de vase). Il ressort donc des données rapportées précédemment que je n'ai rien noté de pareil en 1954 (au cours de cette saison la forme *cornuta* apparut tard et en petite quantité).

La diversité des cycles dans les années consécutives a été déjà remarquée par List (1912, 1917), Schaedel (1916), Herr (1917), Kreutner (1934) et plusieurs autres.

Les phénomènes que j'ai observés démontrent que la variabilité de milieu dans les étangs rend impossible l'établissement d'une typologie de ces réservoirs aussi pratique que celle des lacs, qui est basée sur les ensembles de crustacés suivant Bowkiewicz (1935). En tout cas, pour tenter un essai de liste d'indices des espèces (il pourrait être composé de toutes sortes de groupes animaux), il faudrait se baser

sur une étude approfondie, au cours de plusieurs années consécutives, de la faune d'une grande quantité d'étangs de typologies variées.

La typologie des étangs créée par WEIMANN (1938, 1942) et fondée sur les dominantes dans le phytoplancton — est conçue justement sur ce principe.

VI. RÉSUMÉ

L'ouvrage concerne la faune des Cladocères de trois étangs artificiels à écoulement, à poissons, appartenant à la ferme Sarnów près de Łódź. Ce sont des étangs à barrage, alimentés par la petite rivière Czarna Struga qui s'écoule directement dans l'étang situé le plus au Sud-Est. A partir de celui-ci, les noms des étangs examinés sont successivement: Pięciomorgowy (A), Ośmiomorgowy I (B) et Ośmiomorgowy II (C). Ils appartiennent tous (selon la classification de WEIMANN) au type *Anabaena-Aphanizomenon*; leurs bords sont envahis par la végétation; le premier (Pięciomorgowy, A) a une superficie de 3 ha env., les deux autres (Ośmiomorgowy B et C) de 4,8 ha env. chacun; leur profondeur maximum (près des moines d'écoulement) atteint 2,5 m.

Les échantillons ont été prélevés dans la région d'eau libre, par la méthode qualitative (filet de gaze de meunerie Nr. 9 trainé à l'arrière du bateau) et quantitative (chercheur de WOWK) et dans le littoral, par la méthode qualitative seulement (filet fixé sur un bâton); ils étaient prélevés toujours dans les mêmes points de l'étang, tous les 8—15 jours au cours de toute la période de la mise sous eau des étangs en 1954.

La faune des Cladocères des réservoirs mentionnés a été examinée dans le cycle annuel sous trois aspects: de la phénologie, des relations quantitatives et de la variabilité morphologique.

Les termes généralement employés dans les ouvrages traitant des Cladocères: «reproduction sexuelle», «formes sexuelles», etc., appliqués, en opposition à la parthénogénèse, à la reproduction avec la participation de mâles (ce qui implique que la parthénogénèse n'est pas une forme de reproduction sexuelle), ont été remplacés respectivement par les termes: «reproduction bisexuelle», «formes bisexuelles», etc.

Dans la IIe partie de l'ouvrage «Phénologie», il résulte de la description de la répartition des différentes espèces et des tables que, chez la plupart des 41 espèces de Cladocères rencontrées dans les trois étangs, on peut constater une prédilection prononcée à séjourner soit dans la région d'eau libre, soit dans le littoral. Elle change progressivement avec le temps et à mesure qu'on s'éloigne succesivement de la source d'eau. Cette dernière dépendance se manifeste le mieux dans la répartition du genre *Ceriodaphnia*.

Les résultats obtenus semblent indiquer que le nombre des cycles sexuels chez les différentes espèces dépend des caractéristiques individuelles de chaque réservoir; on ne peut le considérer comme constant pour l'espèce des Cladocères, ni même pour tout le groupe (type) de réservoirs.

Les formes bisexuelles n'ayant été trouvées que dans la période de l'apparition la plus nombreuse d'individus d'une espèce donnée, il est difficile de dire si elles ne se manifestaient que dans cette période ou si c'était le résultat d'une plus grande probabilité de les rencontrer dans les échantillons dans cette période. Comparativement à la quantité des femelles à éphippies, on rencontrait très rarement des mâles. Il semble que l'apparition de formes bisexuelles chez certaines espèces, comme par ex. *Simocephalus vetulus* et *Polyphemus pediculus*, n'est pas due aux mauvaises conditions d'existence dans les réservoirs examinés.

Dans certains cas on peut supposer que la durée de l'apparition d'une espèce (p. ex. *Simocephalus vetulus*) est constante dans certaines limites.

Les observations indiquent que la faune des Cladocères vivant dans les étangs examinés provient en premier lieu d'oeufs durables laissés par les générations de l'année précédente dans la vase et dans les restes des plantes du littoral.

Contrairement aux opinions de certains auteurs il résulte des données sus-mentionnées qu'il existe un ensemble d'espèces de Cladocères caractéristiques pour les étangs (du moins du type en question). Cet ensemble est pourtant très variable tant du point de vue de la répartition quantitative de ses différents éléments que des zones de leur répartition dans l'étang.

La divergeance des résultats des analyses des échantillons prélevés successivement dans le même milieu peut s'expliquer par les déficiences inévitables de la méthode dans laquelle il est difficile de prendre en considération les migrations actives et passives du plancton, la concentration en essaims et bien d'autres facteurs masquant la densité moyenne de sa répartition dans l'étang.

La IIIe partie de l'ouvrage — «Étude quantitative» — contient des diagrammes illustrant la répartition quantitative: a) de toutes les espèces de Cladocères dans les étangs examinés et, b) des trois formes dominantes. Les résultats des analyses qualitatives et quantitatives des échantillons prélevés dans les mêmes eux et temps diffèrent à la suite de l'apparition «nuageuse» des Cladocères dans les étangs. Au cours de toute la période des examens, on a trouvé en plus grand nombre: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp. div.

Par rapport aux lacs, dans les étangs examinés les Cladocères sont beaucoup plus nombreux: p. ex. dans le lac Wigry on trouvait en août, près de la surface, 15 mille individus à peine dans 1 m^3 — par contre dans l'étang Ośmiomorgowy I (B), à une époque très rapprochée, le maximum a dépassé 600 mille individus dans 1 m^3 d'eau.

On a pu remarquer un accroissement très violent, transitoire, du nombre des Cladocères après le dépérissement de la forte fleur d'eau des Cyanophycées, ce qui sans nul doute a donné en conséquence un accroissement de la quantité de la suspension nutritive pour ces crustacés.

L'instabilité de la structure de la biocénose dans les étangs examinés indique (selon Lityński) sa non-maturité permanente.

Lorsqu'on considère le problème de la dominance, la conclusion s'impose que parmi les espèces qui ont, dans un ensemble, une masse générale à peu près la même, l'espèce représentée par une quantité plus grande de spécimens plus menus a certainement une plus grande influence sur la biocénose.

La IVe partie — «Morphologie et systématique» — comporte la description et les dessins des espèces dont la variabilité morphologique est la plus manifeste.

Les formes vivant dans les étangs diffèrent de celles des lacs par des dimensions en général plus grandes, par des caractères morphologiques mieux exprimés et par une couleur plus sombre. Elles se caractérisent également par une variabilité morphologique beaucoup plus grande. La première génération des Cladocères éclose au printemps, d'oeufs durables, se différencie également des générations suivantes par de plus grandes dimensions, une structure plus expressive, une couleur plus sombre et de plus, par une fécondité beaucoup plus grande.

Les espèces du genre *Ceriodaphnia* accusent la plus grande variété de formes.

La cyclomorphose des formes vivant dans les étangs se révèle comme une différenciation, progressant vers le coeur de l'été (août — septembre), de l'habitus des spécimens appartenant à la même espèce. En opposition à cela, les formes vivant dans les lacs changent selon une ligne commune déterminée par les conditions en modification continue. Cette différenciation a cependant un caractère quelque peu particulier dans chacun des étangs examinés.

Sur la base des observations mentionnées dans les trois parties de l'ouvrage, on peut constater que:

Les résultats des analyses des échantillons prélevés successivement dans le même milieu sont parfois inattendus et les régularités plus générales ne peuvent être remarquées que sur la base de résultats d'une période plus longue.

L'individualité des étangs, même reliés et se trouvant dans un entourage analogue, est si grande qu'elle exerce une forte influence sur les phénomènes biologiques (cycles sexuels, zones d'apparition) le nombre et la morphologie des Cladocères qui s'y trouvent.

Toutes les variations remarquées: dans le temps et les lieux d'apparition, dans les cycles sexuels, dans la répartition quantitative et la morphologie des Cladocères, indiquent une astatique considérable des conditions régnant dans les étangs ce qui est nettement souligné par certains auteurs.

Il résulte également des observations citées qu'à l'encontre des lacs, les étangs se caractérisent dans une grande mesure par des phénomènes biologiques qui ne se répètent pas dans les années suivantes.

Les données citées corroborent l'opinion que la classification des étangs est très difficile et nécessite un traitement entièrement spécifique.

VII. STRESZCZENIE

Praca dotyczy fauny wioślarek trzech sztucznych, spuszczalnych stawów rybnych należących do gospodarstwa Sarnów pod Łodzią. Zbiorniki te połączone są ze sobą różańcowo, wodę otrzymują z niewielkiego strumienia Czarna Struga, który wpływa bezpośrednio do stawu wysuniętego najdalej na południowy wschód. Od niego począwszy, nazwy badanych stawów brzmią kolejno: Pięciomorgowy (A), Ośmiomorgowy I (B) i Ośmiomorgowy II (C). Należą one wszystkie (wg. klasyfikacji Weimann'a) do typu *Anabaena-Aphanizomenon*; brzegi ich są silnie zarośnięte, powierzchnia wynosi c-a 3 ha (Pięciomorgowy A) i po c-a 4,8 ha (obydwa Ośmiomorgowe, B i C), głębokość maksymalna (przy mnichach spustowych) dochodzi do 2,5 m.

Próby pobierano w śródstawiu, metodą jakościową (siatka z gazy młyńskiej Nr 9 ciągnięta za łodzią) i ilościową (czerpacz Wowk'a), natomiast w litoralu tylko metodą jakościową (siatka osadzona na kiju), zawsze w tych samych punktach zbiornika, co 8—15 dni, w ciągu całego okresu zalania stawów w 1954 roku.

Fauna wioślarek wymienionych zbiorników rozpatrywana była w cyklu rocznym, w trzech aspektach: fenologii, stosunków ilościowych i zmienności morfologicznej.

Powszechnie używane w pracach dotyczących wioślarek, wyrażenia: „rozród płciowy", „formy płciowe" itp., stosowane, w odróżnieniu od partenogenezy, do rozmnażania przy udziale samców (co implikuje, że dzieworództwo nie jest formą rozmnażania płciowego), zostały tu zastąpione odpowiednio terminami: „rozród biseksualny", „formy biseksualne" itp.

W części II pracy — „Fenologia" — z opisu występowania poszczególnych gatunków i z tabel wynika, że u większości z pośród napotkanych we wszystkich trzech stawach, 41 gatunków wioślarek, stwierdzić można zdecydowane upodobanie do przebywania bądź w śródstawiu bądź też w strefie litoralnej. Zmienia się ono stopniowo z biegiem czasu i w miarę posuwania się kolejno coraz dalej od źródła wody. Ta ostatnia zależność uwydatnia się najlepiej w rozmieszczeniu rodzaju *Ceriodaphnia*.

Uzyskane wyniki zdają się wskazywać, że ilość cykli płciowych u poszczególnych gatunków zależy od indywidualności każdego zbiornika; nie można uważać jej za stałą dla gatunku wioślarki, ani nawet dla całej grupy (typu) zbiorników.

Formy biseksualne znajdowano niekiedy tylko w okresie najliczniejszego pojawu osobników danego gatunku, trudno więc powiedzieć czy występowały one jedynie w tym okresie, czy też było to rezultatem większego wówczas prawdopodobieństwa napotkania ich w próbach. W stosunku do ilości znajdywanych samic efipialnych, samce trafiaty się bardzo rzadko. Wydaje się, że wystąpienie form biseksualnych u niektórych gatunków, jak np. *Simocephalus vetulus* i *Polyphemus pediculus*, nie jest wywołane w obserwowanych zbiornikach złymi warunkami życia.

W niektórych przypadkach można przypuścić, że czas trwania pojawu jakiegoś gatunku (np. *Simocephalus vetulus*) jest w pewnych granicach stały.

Obserwacje wskazują, że fauna wioślarek, zamieszkujących badane stawy, pochodzi przede wszystkim z jaj trwałych, pozostawionych przez pokolenia przeszłoroczne w mule i szczątkach roślin przybrzeżnych.

Z przytoczonych danych — wbrew poglądom niektórych autorów — wynika, że istnieje jednak pewien zespół gatunków wioślarek, charakterystycznych dla stawów (przynajmniej omawianego typu). Jest to jednak zespół bardzo zmienny zarówno pod względem ilościowego występowania poszczególnych jego elementów, jak i stref ich występowania w zbiorniku.

Rozbieżność wyników analizy próbek z tego samego środowiska, następujących kolejno po sobie, można wyjaśnić nieuniknionymi brakami metody, w której trudno uwzględnić czynne i bierne wędrówki planktonu, skupianie się w poszczególne roje, i wiele innych czynników maskujących średnią gęstość jego występowania w zbiorniku.

W III części pracy — „Badania ilościowe" — podane są wykresy ilustrujące liczebność występowania: a) wszystkich gatunków wioślarek w badanych stawach oraz, b) trzech form dominujących. Wyniki analizy prób jakościowych i ilościowych pochodzących z tego samego miejsca i czasu, na skutek „chmurowego" występowania wioślarek w zbiorniku — są różne. W ciągu całego okresu badawu najliczniej występują: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp. div.

W porównaniu z jeziorami, obserwowane stawy wykazują znacznie większą liczebność występowania wioślarek: np. w jez. Wigry w sierpniu, blisko powierzchni, znajdywano w 1 m^3 niespełna

15 tys. osobników, — natomiast w stawie Ośmiomorgowym I (B), w bardzo zbliżonej porze roku, maksimum przekroczyło 600 tys. osobników w 1 m^3 wody.

Bardzo gwałtowny, okresowy wzrost liczebności wioślarek dał się zauważyć po obumarciu silnego zakwitu sinic, co niewątpliwie dało w konsekwencji zwiększenie ilości zawiesiny, odżywczej dla tych skorupiaków.

Niestałość struktury biocenozy w obserwowanych zbiornikach wskazuje (w ujęciu Lityńskiego) na jej permanentną niedojrzałość.

Przy rozpatrywaniu zagadnienia dominacji, narzuca się wniosek, że z pośród gatunków posiadających w jakimś zespole mniej więcej tę samą masę, niewątpliwie większy wpływ na biocenozę wywiera ten gatunek, który reprezentowany jest przez większą ilość, lecz drobniejszych osobników.

W części IV — „Morfologia i systematyka" — podano opis i rysunki tych gatunków, których zmienność morfologiczna najbardziej rzuca się w oczy.

W porównaniu z jeziornymi, formy stawowe odznaczają się na ogół większymi rozmiarami, lepszym wykształceniem cech morfologicznych i ciemniejszym ubarwieniem. Ponad to cechuje je znacznie większa zmienność kształtów. Pierwsze pokolenie wioślarek, wylęgłe na wiosnę z jaj trwałych, również odróżnia się od następnych większymi rozmiarami, wyrazistszą budową, ciemnym ubarwieniem a ponad to bardzo dużą rozrodczością.

Największą różnorodność postaci wykazały gatunki z rodzaju *Ceriodaphnia*.

Cyklomorfoza form stawowych ujawnia się jako postępujące ku szczytowi lata (sierpień-wrzesień), różnicowanie się postaci osobników należących do jednego gatunku. W przeciwieństwie do tego formy jeziorne zmieniają się według wspólnej, kierowanej przez jednostajnie zmieniające się warunki, linii. Obraz tej różnorodności jest jednak w każdym z badanych stawów nieco odrębny.

Na podstawie obserwacji przytoczonych we wszystkich trzech wymienionych częściach pracy można stwierdzić, że:

wyniki analiz kolejno po sobie następujących prób z tego samego środowiska bywają nieoczekiwane, a ogólniejsze prawidłowości dostrzec można dopiero na podstawie wyników z dłuższego okresu czasu.

indywidualność nawet połączonych ze sobą i w podobnym otoczeniu znajdujących się zbiorników jest tak znaczna, że wywiera silny wpływ na zjawiska biologiczne (cykle płciowe, strefy występowania), liczebność i morfologię występujących w nich wioślarek.

wszystkie dostrzeżone wahania: w czasie i miejscach pojawu, cyklach płciowych, występowaniu ilościowym i w morfologii wioślarek wskazują na znaczną astatykę warunków panujących w stawach, co wyraźnie podkreślają niektórzy autorowie.

z przytoczonych obserwacji wynika również, że stawy w znacznej mierze w odróżnieniu od jezior, cechuje niepowtarzalność zjawisk biologicznych w kolejnych latach.

przytoczone dane popierają pogląd, że klasyfikacja stawów jest bardzo trudna i wymaga zupełnie specyficznego potraktowania.

VIII. Bibliographie

Agar, W. E., 1914: Parthenogenetic and sexual reproduction in Simocephalus vetulus and other Cladocera. J. of Genetics **3**.

Apstein, C., 1910/11: Hat ein Organismus in der Tiefe gelebt, in der er gefischt ist? Int. Rev. d. ges. Hydrobiol.

Banta, A. M., 1925: The relation between previous sexual reproduction and production of male offspring in Moina macrocopa. The American Naturalist **59**, No. 660.

— 1939: Studies on the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. Dep. Genet. Carneg. Inst. **39**.

Berg, K., 1934: Cyclic Reproduction, Sex Determination and Depression in the Cladocera. Cambridge, Cop. by Univ. Press **40**. Reprinted from Biol. Reviews **9**, No. 2.

Bernatowicz, S., 1951: Botanika rybacka. PWRiL, Warszawa.

Bowkiewicz, J., 1929: Schwebephase in der Bewegung der Cladocera und Viskosität des Wassers. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. **22**.

— 1935: Materiały do typologii jezior Suwalszczyzny. Arch. Hydrobiol. i Ryb. **9**, 1—2.

Brzek, G., 1936: Studia ilościowe nad rozmieszczeniem pionowym wioślarek (Cladocera) limnetycznych w jeziorze Kierskim. Nadbitka ze Sprawozdań Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Nr. 2 za II kwartał.
— 1938a: Zagadnienie pionowych wędrówek planktonu słodkowodnego w świetle współczesnej nauki. Ze szczególnym uwzględnieniem własnych badań autora. Czasopismo Przyrodnicze **12**, 1—2.
— 1938b: Z badań nad ekologią wioślarek (Cladocera). „Kosmos" ser. B, **63**, 1.
Edlén, A., 1943: Wachstum und Milieu bei Daphnia magna. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß von Licht und Dunkel auf Wachstum und Lebenslauf. Lund, Gleerupska Univ.-Bokhandeln.
Forel, E. A., 1901: Handbuch der Seekunde. Allgemeine Limnologie, Stuttgart.
Gruber, K., 1923: Beobachtungen an Lokalrassen der Cladoceren. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. **11**.
Hartmann, M., 1934: Fortpflanzung der Tiere. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena. II. Aufl., Bd. IV.
Herr, O., 1917: Die Phyllopodenfauna der preußischen Oberlausitz und der benachbarten Gebiete. Görlitz.
Heyningen, H. E. van, 1954: A study of the food of some Daphnidae. Københ. Univ. Ferskv. Labor. Hillerød.
Huet, M., 1953: Traité de Pisciculture. Éd. La Vie Rustique. Bruxelles.
Jerzmańska, A., 1956: Wioślarki (Cladocera) stawów rybnych pradoliny Baryczy. Pol. Ak. Nauk, Inst. Zool. Fragm. Faunist. **7**, 7.
Johnson, D. S., 1951: Ceriodaphnia setosa Matile en for Danmark ny Dafniaart. Flora og Fauna.
Kallinowsky, H., 1955: Über den Einfluß exogener Faktoren (Ernährung, Temperatur, Lebensraum) auf Wachstum, Körpergröße und Lebensdauer von Chirocephalus grubei Dyb. Zschr. Morph. u. Ökol. Tiere **44**, 3.
Keilhack, L., 1909: Phyllopoda. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Herausgegeben von Prof. Dr. Brauer, Jena. H. 10.
Kisieliew, I. A., 1950: Izučenije planktona wodojemow. Moskwa.
Klekowska, Z., 1957a: Co to jest staw? Wszechświat **12**.
— 1957b: Kilka uwag o planktonie stawów rybnych. Gospodarka Rybna **7**.
Kotzias, H., 1924: Die Tier- und Pflanzenwelt in den Beuthener Teichen und Tümpeln. Aus dem Beuthener Lande.
Kreutner, W., 1934: Qualitative und quantitative Untersuchungen von Plankton aus schlesischen Versuchsteichen (Sulau) auf Grund dreijähriger Probeentnahme. Arch. f. Hydrobiol. **27**.
Kubiček, F., Marvan, P., 1954: Plankton sedimentačních nádrži brněneských vodaren. Čast II. Zooplankton. Práce Brněnskè Zakladny ČSL Akademie Vèd, Sešit 3— Spis 300— Ročnik XXVI.
Kulamowicz, A., 1956: Badania nad wrotkami planktonowymi stawów rybnych w Żerominie pod Łodzią. ŁTN, Acta Zool. Oecol.
Lieder, U., 1951a: Beiträge zur Kenntnis des Genus Bosmina, I. Arch. f. Hydrobiol. **44**, 1.
— 1951b: Der Stand der Zyklomorphoseforschung. Die Naturwissenschaften.
— 1952: Über die kurzfristige Veränderung des Rassencharakters einer Daphnia-longispina-Population. Schweiz. Zschr. f. Hydr. XIV.
— 1953: Beiträge zur Kenntnis des Genus Bosmina, II. Über Bastarde zwischen einigen Formtypen des Coregoni-Kreises. Arch. f. Hydrobiol. **47**, 3.
Lindström, T., 1952: Sur l'écologie de zooplancton Crustacé. Annual Report 1951 and Short Papers Inst. of Freshwater Research, Drottningholm Rep. No. 53, Lund.
List, T., 1912: Beiträge zur Kenntnis des Planktons einiger Teiche in der Umgebung von Darmstadt. Zschr. f. Fischerei **16**, 1.
— 1917: Das Teichplankton in der Umgegend von Darmstadt nach ununterbrochenen Beobachtungen in den Jahren 1908 bis 1916. Zschr. f. Fischerei N.F. **3**.
Lityński, A., 1925: Próba klasyfikacji biologicznej jezior Suwalszczyzny na zasadzie składu zooplanktonu. Spr. Stacji Hydrobiol. na Wigrach **1**, 4.
— 1936: Biocenoza i biosocjacja. Arch. Hydrobiol. i Ryb.

Manuilova, E. F., 1948: K izučieniju izmienčiwosti Cladocera. Izw. A. N. SSSR, ser. Bioł. Nr. 5.
— 1950a: K woprosu o cikličnosti razmnoženija Cladocera. Dokł. A. N. SSSR, **77**, 2.
— 1950b: O piščiewych migracijach Cladocera. Dokl. A. N. SSSR, **72**, 3.
— 1951: Opyt pierwogo goda raboty po powyšeniju produktiwnosti wodojemow Nowgorodskoj oblasti. Tr. Probl. i Tiem. Sowieščz. ZIN, Probliemy gidr. wnutr. wod, wyp. 1.
— 1953: K woprosu o swiazi razwitija Cladocera s piščiewym faktorom. Dokl. A. N. SSSR, **90**, 6.
— 1954: Niekotoryje dannyje o dinamikie čisliennosti wietwistousych račkow w ozierach w swiazi s tiermičeskim i piščiewym faktorami. Tr. Probl. i Tiem. Sow. ZIN, Probliemy gidr. wnutr. wod. wyp. II.
— 1955: O swiazi izmienčiwosti piełagičeskich Cladocera s razwitijem baktierij w wodojemie. Dokl. A. N. SSSR, **103**, 6.
— 1956: Ob uslowijach massowogo razwitija wietwistousych račkow. Tr. Bioł. Stancji „Borok", 2.
Matusiak, K., 1954: Badania mikrobiologiczne stawów doświadczalnych w Landeku i Gołyszu. Ekologia Polska, **2**, 3.
Michejda, J., 1956: Zastosowanie metody chromatograficznej w taksonomii, Kosmos, z. 1 (18).
Naumann, E., 1919: Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. Biol. Zbl. **39**.
Nordqvist, H., 1921: Studien über das Teichzooplankton. Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2, **17**, 5.
Nováček, F., 1935: Příspěvek k eekologii Aphanizomenon flos aquae, Microcystis aeruginosa, Anabaena flos aquae, Práce Moravské Přírodovědecké Společnosti **9**, 9. sign. F 85.
Ostwald, W., 1903: Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spezifischen Gewichtsbestimmung schwebender Organismen. Arch. ges. Physiol.
Pacaud, A., 1939: Contribution à l'écologie des Cladocères. Bull. biol. France et Belgique, Suppl. **25**.
Papanicolau, G., 1910: Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. lilljeborgii). Biol. Zbl. **30**.
Patalas, K., 1956: Sezonowe zmiany w zespole skorupiaków pelagicznych w Jeziorze Zamkowym na tle stosunków termiczno-tlenowych. Pol. Arch. Hydrobiol. **3** (XVI).
Pauly, M., 1919: Die Einwirkung von Mineraldüngung auf die planktonischen Lebewesen in Teichen. Zschr. f. Fischerei **4**.
Pliszka, F., 1924: Materiały do typologii stawów. Plankton stawów doświadczalnych w Rudzie Malenieckiej. Prace Dyplomowe Zakładu Ichtiobiologii i Rybactwa SGGW w Warszawie.
Płachecki, A., 1955/56: Wioślarki (Cladocera) stawu przesadkowego karpia w Żerominie. Praca mag. Zak. Zool. Syst. Univ. Łódź.
Rammner, W., 1927: Zur Lokalvariation von Scapholeberis mucronata und deren Abhängigkeit von der Gewässergröße. Zool. Anz. **72**, 5—8.
— 1930: Über milieubedingte Mißbildungen bei Daphnia pulex und Daphnia magna. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol.
— 1933: Zur Variabilität von Daphnia pulex. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. **29**.
Schaedel, A., 1916: Produzenten und Konsumenten im Teichplankton, ihre Wechselwirkung und ihre Beziehung zu den physikalischen und chemischen Milieueinflüssen. Arch. f. Hydrobiol. u. Plankt. **11**.
Schorer, H., 1946: Statistik. Grundlegung und Einführung in die statistische Methode. Das Verfahren der gleitenden oder beweglichen Durchschnitte. Verl. A. Francke, Bern.
Sedlmeyer, K. A., 1931. Ein Beitrag zur Klimatologie des Teiches. Zschr. f. Fischerei **29**.
Sosnowska, J., 1956: Zielenice w planktonie stawów rybnych gospodarstwa doświadczanlego PAN w Landeku. Acta Soc. Bot. Pol. **25**, 2.
Šrámek-Hušek, R., 1948: Typy vod a zooplanktonu v oblasti Velkého Dářka. Věstník čsl. zoolog. společn. **12**.
Stangenberg, M., 1938: Warunki produkcji w stawach. I. Sklad chemiczny wody stawów. Inst. Bad. Lasów Państw. Rozprawy i sprawozdania. Warszawa, Ser. A., Nr. 34.
Stark, C., 1930: Wioślarki jeziora Bytyńskiego. Arch. Hydrobiol. i Ryb. **5**.
Thunmark, S., 1945: Zur Soziologie des Süßwasserplanktons. Eine methodologisch-soziologische Studie. Folia Limnologica Scandinavica No. 3.

Uhlmann, D., 1954: Zur Kenntnis der natürlichen Nahrung von Daphnia magna und Daphnia pulex. Zschr. f. Fischerei, N. F. **3**, 6—8.
Wagler, E., 1912: Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Zoologica **67**.
— 1937: Crustacea (Krebstiere). In: Brohmer, Ehrmann, Ulmer, Die Tierwelt Mitteleuropas. Leipzig.
Weigold, 1910: Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden des Königreichs Sachsen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. **3**, Biol. Suppl. 2.
Weimann, R., 1938: Planktonuntersuchungen im niederschlesischen Karpfenanzuchtgebiet. Zschr. f. Fischerei **36**, 2.
— 1942: Zur Gliederung und Dynamik der Flachgewässer. Arch. f. Hydrobiol. **38**.
Weiser, J., 1942: Holopedium gibberum auf der Böhmisch-Mährischen Anhöhe. Arch. f. Hydrobiol. **39**.
Wesenberg-Lund, C., 1900: Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Zbl. **20**.
— 1910/11: Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons, nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. **3**, Biol. Suppl. 1.
— 1931: Biologie der Süßwassertiere. Verlag Springer, Wien.
Wolski, T., 1927: Materiały do fauny wioślarek (Cladocera) Polesia. Cz. II. Wioślarki jezior Polesia polskiego. Arch. Hydrobiol. i. Ryb. **2**, 3—4.
Woltereck, R., 1932: Races, Associations and Stratification of pelagic Daphnids in some lakes of Wisconsin and other regions of U.S. and Canada. Trans. Wisc. Ac. Sc. and Lett. **27**.
Zacharias, O., 1898: Das Helioplankton. Zool. Anz. **21**.

Dr. Zuzanna Stromenger-Klekowska
Zakład Hydrobiologii
Warszawa, ul. Pasteura 3
Pologne

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	277—282

Olga Sebestyén

Biological Research Institute of the Hungarian Academy of Science, Tihany

ON THE FOOD NICHE OF *LEPTODORA KINDTII* Focke (CRUSTACEA, CLADOCERA) IN THE OPEN WATER COMMUNITIES OF LAKE BALATON

The plankton in most fresh water bodies is an independent selfsustaining community. It is composed of members, the sizes of which fall between about one micron (bacteria) and ten thousand micra (*Leptodora*, *Chaoborus*). The carnivorous cladoceran, *Leptodora kindtii*, and the larva of *Chaoborus* (Diptera, Culicidae, Chaoborinae), which are the giants of the community, stand mostly at the top of the food cycle (according to Elton; "food web" of Allee). *Chaoborus* in the egg and larval stages of development inhabits an aquatic environment whereas the adult leads a terrestrial life. The density of a *Chaoborus* population, therefore, is determined partly by factors acting in an aquatic environment, partly by those of a terrestrial one. Though *Chaoborus* is listed in the fauna of Lake Balaton, its presence has no significance in the circulation of matter in this shallow and well aerated lake.

The entire life history of *Leptodora*, a common member of the plankton of Lake Balaton, is passed in aquatic habitats. In order to estimate its role and significance in the activities of the plankton community and in the life of the lake, its size, life history, movements, feeding habits, food relationships, and the development of its population throughout the year must be considered. We find all these aspects interwoven in a multiplicity of ways when we attempt to establish the niche occupied by *Leptodora* in the open water communities.

The life cycle of *Leptodora* falls into two main periods each year. It is an active member of the plankton during the favourable season, having a definite diurnal vertical migration (Francé 1894, Sebestyén 1933). The large, globular resting- or winter-eggs sink to the bottom from which they may drift toward the well-aerated shallow areas in the littoral zone and here, in the loose detritic sediment, roll about freely and passively (Sebestyén 1949, 1957). At the beginning of the favorable season the resting egg hatches as a nauplius. The larva depends at first upon residual yolk of the egg. As soon as the legs develop enough to form an active "trap basket", carnivorous feeding begins (Sebestyén 1931, 1949). The population increases rapidly through a series of parthenogenetic generations. Males appear in midsummer after which fertilized resting eggs are produced in great numbers. We may assume that the population reaches its highest density toward the end of summer or early autumn and maintains this level for several months. Depending on the weather conditions (rough water, low temperature) at about the end of November or early December *Leptodora* disappears from the open water, which means from the plankton community.

There is no satisfactory estimate of the rate of increase of population or its fluctuation in the course of the year in Lake Balaton, either for the active or the

resting stages of the life cycle. For quantitative knowledge of the population special investigations with special methods are needed both because of the rapid movement and the relative scarcity of *Leptodora* as compared with the other plankton crustaceans.

Leptodora is conspicuous in the plankton community because of its size which exceeds by eight to ten times the length of any of the plankton crustaceans on which it feeds[1]).

When images of living plankton samples are projected by the method of C. O. BERG (1948), the differences in size, transparency, and both mode and speed of movement between *Leptodora* and other planktonic crustaceans are clearly demonstrated.

Allowing for disturbance of function of the animals enclosed in a microaquarium in which the water temperature and light intensity rise suddenly, we observe that the movements of the filter-feeding and omnivorous crustaceans consist of alternate brief passive and active motions which result in floating and which seem to be indefinite skipping and jumping in comparison with the definite course and the powerful strokes of the second antennae of the *Leptodora*.

For some orientation a few measurements of swimming velocity of the *Leptodora* in a microaquarium ($62 \times 62 \times 5$ mm) were made. The water temperature rose from 13° C to 14.5° C during the investigation (27. X. 1958).

	s	sec	d	v	n
ad.	10	5	60	12	12
juv.	10	6.9	40	5.9	4

s = number of strokes of antennae; sec = seconds; d = distance in mm; v = velocity in mm/sec; n = number of measurements; ad. = adult; juv. = juvenile. Time needed for 10 strokes in adult individuals ranged from 3.8 to 7.2 seconds.

The food link (or food chain in ALLEE's sense) leading to *Leptodora* might be traced as follows:

1. dissolved inorganic salts, viz. the natural lake water;
2. phytoplankton;
3. planktonic crustaceans;

   a) filter feeding cladocerans and copepods:

   Detectable in the stomach contents of *Diaptomus gracilis* SARS:
   colonies of *Merismopedia* sp., *Gomphosphaeria* sp., *Microcystis* sp.;
   filaments of *Lyngbya limnetica*, *Planktonema lauterborni*, *Melosira* sp.;
   single cells of *Dactylococcopsis* sp., *Cyclotella* sp., globular green algae of 5—6 μ diameter, etc.;
   organic detritus;
   inorganic tripton;

   b) omnivorous planktonic crustaceans, *Cyclops vicinus* ULJ., *Mesocyclops leuckarti* CLAUS;

   α) detectable in the stomach content:
   filaments of *Lyngbya limnetica*, *Planktonema lauterborni*;
   single cells of *Dactylococcopsis* sp., *Cyclotella* sp. of 20—25 μ diameter;
   diatoms measuring $40 \times 70\,\mu$;
   Cymatopleura sp. debris of $60 \times 32\,\mu$, etc.;
   β) the omnivorous copepods prey upon the following members of the plankton:
   Asplanchna sp., the larvae of *Dreissensia*;
   Diaptomus and *Cyclopoida*, in all stages of development;

[1]) *Chaoborus* also is notably larger than the organisms upon which it feeds.

the stomach of the rotifer *Asplanchna* sp. contains: *Ceratium hirundinella*, various diatoms and green algae, *Keratella cochlearis*, larvae of *Dreissensia*, etc.;

4. *Leptodora*;
5. fishfry, fish.

The list and diagram both suggest a rather complicated trophic web rather than a linear food chain. In analysing both list and diagram it appears that the

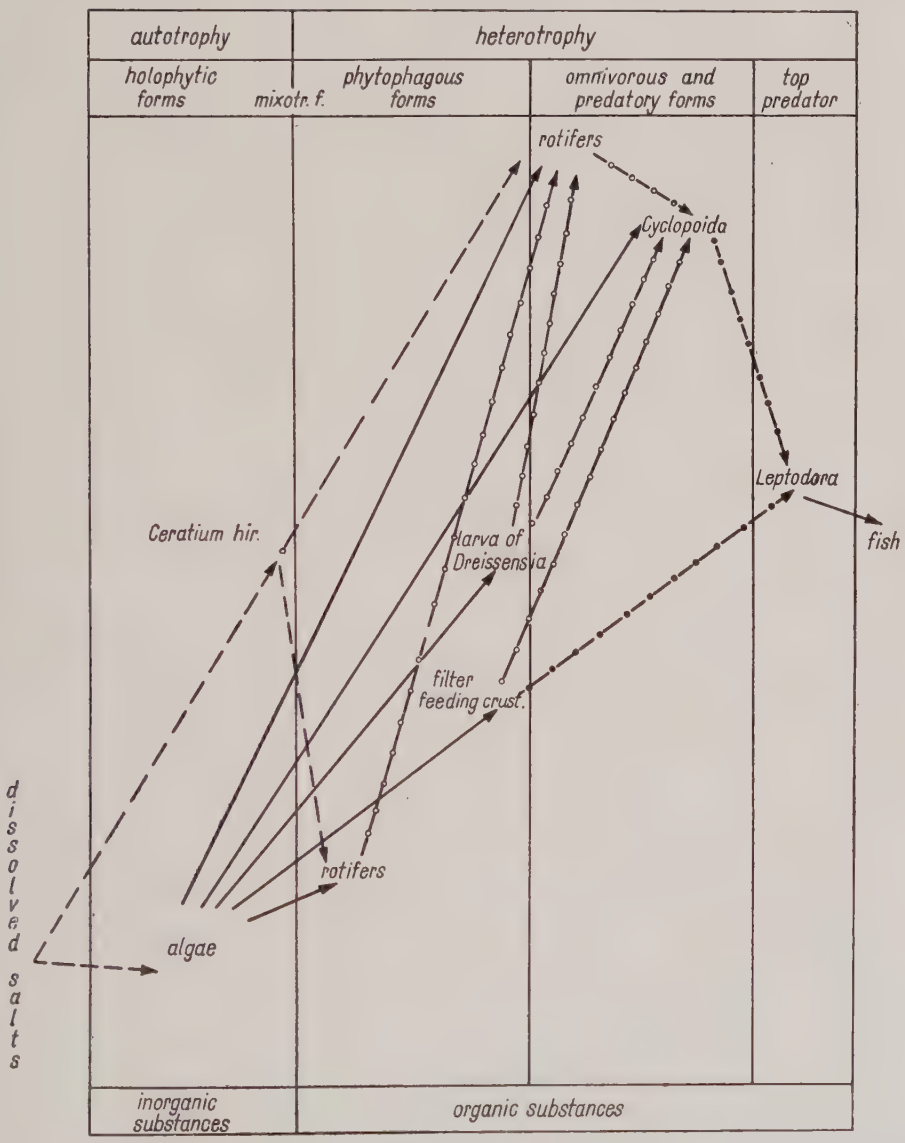


Fig. 1. The principal food relations of *Leptodora kindtii* Focke in the plankton community (Lake Balaton).

route leading from the inorganic substances dissolved in the lake water to this top predator in the food web (ALLEE; food cycle, ELTON) of the plankton is double:

1. There is a short, linear food chain:
   inorganic salts →
   autotrophic planktonic algae →
   filter-feeding cladocerans and copepods →
   Leptodora.
2. The course of the other route, identical with the first at the beginning (inorganic salts → autotrophic planktonic algae), soon extends into a web, because the planktonic algae reach *Leptodora* not only through the filter-feeding cladocerans and the copepod, *Diaptomus gracilis* (which are mainly but not exclusively phytophagous), but also through the feeding of omnivorous zooplankters, namely the rotifer, *Asplanchna*, and the copepods, *Mesocyclops leuckarti* and *Cyclops vicinus*. Both these copepods are facultative predators, cannibalism also being observed. From this it follows that the complicated network pattern of the food relationships of *Leptodora* is due mainly to the feeding habit of the omnivorous copepods intermingled in the food "web".

The fact that *Ceratium* debris is consumed by plankton-rotifers which might be preyed upon by the omnivorous crustaceans does not change the situation. We have, however, to consider that *C. hirundinella* is not a strictly holophytic organism, but is somewhat mixotrophic since it consumes solid food, too. Considering further that, apart from the pigmented dinoflagellates, there are certain autotrophic organisms the existence of which depends also on the presence of dissolved organic compounds (the lyton of LOHMANN), it becomes evident that the food web leading to *Leptodora* is much more complicated in reality than is shown in the diagram. This food web is roughly identical with the food web of the whole plankton community.

The list is incomplete also because

1. the algal diet of the filter-feeding planktonic crustaceans is very likely more varied in species than indicated here;
2. no protozoans are listed;
3. the rotifers seem to be poorly represented;
4. the question might be raised whether *Ceratium hirundinella*, the population of which increases greatly during the warm water season, provides food only for some rotatorians of the plankton community.

We have no data either on the life span of an individual *Leptodora* nor on the number and biomass of plankton crustaceans consumed during its lifetime. Judging from the great difference in the size of prey and predator, the number of consumed individuals must be considerable[1]).

The size of the prey (maximum length being about 1,5 mm) corresponds with the size of the trap-basket of the predator, which means that the size of the food is much smaller than the size of the consumer. However, because of the structure and the mode of action of the feeding apparatus of the *Leptodora*, the prey is not swallowed nor bitten, but only the juice is sucked. This mode of feeding occurs characteristically in planktonic carnivora preying upon organisms as large or larger than themselves.

Thus we see that in the food web of the fresh water plankton community in the matter of size there is a sharp discontinuity between the top predator and its direct food. This gap in size can not be filled in by young *Leptodora* unless by a cannibalism for which no evidence has ever been adduced.

[1]) Roughly, the volume of a full grown *Leptodora* is about 3.68 mm³, legs and second antennae included; that of a fullgrown *Diaptomus* is about 106.75 million μ^3 without legs and antennae.

Leptodora serves as food for both fry and adult fish. As the top predator of the plankton, by its mode of life and feeding habits, it condenses the organic material represented in the bodies of the other planktonic crustaceans, much smaller in size, and transmits it directly to the fish. This is the case even in a lake, the fish fauna of which does not contain true plankton-feeding forms. *Leptodora* creates a substance link between two open water communities, plankton and nekton, the first of which is composed of microorganisms, the other of macro-organisms. We have to emphasize that in this role size has a marked significance. It has been mentioned that in the scale of size of the planktonic organisms, there is a gap between the top predator and its prey. Another gap exists between *Leptodora*, as the prey of fish, and its consumers, the fry and especially good-sized adults (*Pelecus cultratus* L.) (Entz-Lukacsovics 1957, 77). Thus *Leptodora* becomes a part of the food-web of the lake.

This is true because of the following properties of *Leptodora* as a plankter:
its considerable size, as it is the largest member of the plankton;
its feeding habit, as it feeds upon other planktonic crustaceans;
its place in the food web of the plankton, as it is the top predator;
its rapid swimming.

We come now to the problem of the "key-industry" animal[1]) (in Elton's sense). To discuss this we must consider again the life cycle of *Leptodora* which is made up of an active and a resting period. When in the form of a winter egg, located in a transitional habitat, it consumes no food. This fact has a remarkable bearing on the niche of *Leptodora*. As we have seen, it provides a substance link between the other pelagic crustaceans and the fish, but only in the time of warm water. This is the time for the fish fry to develop. Naturally in summer fish may consume directly other planktonic crustaceans as well. When in the winter egg form, *Leptodora* is unable to fulfil this role. In the winter some fish, *Pelecus cultratus*, *Alburnus lucidus* consume planktonic crustaceans (eurythermous and cold stenothermous forms) other than *Leptodora* (Entz-Lukacsovics 1957, p. 77—78).

Key-industry animals in Lake Balaton are the planktonic crustaceans: in winter others than *Leptodora*: during summer, at the season of the most intensive circulation of matter and transfer of energy, their forces are reinforced by the *Leptodora*, which have remarkably efficient characteristics — transparency, proper size, excellent sight, swift movement — for being the top predator in the food web of the plankton community.

It may be seen that the trophic level can not be limited so strictly as in Elton's definition of key-industry animals, chiefly because the cyclopoid copepods are omnivorous. In the favorable season *Diaphanosoma brachyurum* Lievin appears abundantly in the plankton; as a filter feeder it transmits inorganic materials built up by the holophytic planktonic organisms of inferior size to the "giant" top predator and to fish.

What is said above demonstrates that the food web in the plankton community is much more complicated in the favorable season than during the cold water period.

[1]) "The term 'key-industry . . .' is used to denote animals which feed upon plants and which are so numerous as to have a very large number of animals dependent upon them." — "The small herbivorous animals which form the key-industries in the community are able to increase at a very high rate (chiefly by virtue of their small size), and therefore able to provide a large margin of numbers over and above that which would be necessary to maintain their population in the absence of enemies. This margin supports a set of carnivores, which are larger in size and fewer in numbers." Elton (1947, p. 57 + 69).

The great difference existing between the structure and activities of the plankton community, as well as in the intensity of the circulation of substances relating to the two main seasons of the year is due mainly, from our point of view, to the presence and activities of warm stenothermous planktonic crustaceans, the populations of which increase immensely through parthenogenesis in a relatively short time (*Leptodora*, *Diaphanosoma*). The flow and ebb of activities within the plankton community in the two main seasons is diminished somewhat by the presence of eurythermous planktonic crustaceans, the population of which is active throughout the year and which lacks a resting state (*Daphnia cucullata*, *Diaptomus gracilis*, *Bosmina* sp.). Stenothermous forms, such as *Mesocyclops leuckarti* and *Cyclops vicinus*, which are present respectively in warm and cold seasons, might be added to this group.

Summary

The food niche (Elton) of *Leptodora kindtii* is discussed, relating it with other plankters, in terms of size and rate of motion, details of food habit and of mode of life. As top predator of the food web of the plankton community as well as food for fish, it forms a substance link between plankton and nekton in the open water of lakes. In this role its size has marked significance. Key-industry animals (Elton) in the open water of Lake Balaton are the plankton crustaceans; in the unfavourable season filter-feeding and omnivorous forms of smaller size (maximum length about 1,5 mm). In the favourable season when there is the most intensive circulation of matter and transfer of energy, their forces are increased by the top predator, *Leptodora*, as well as by a filter-feeder, *Diaphanosoma brachyurum*. Among the key-industry animals there are, in addition to the holophytic forms, omnivorous and predatory ones. In size and food habits, this group has a double structure in the favourable season.

References

Allee et al., 1950: Principles of animal ecology. Saunders XII, 837, 516.

Berg, C. O., 1948: Technique for projecting images of living animals by use of miniature aquaria and projection lantern. Transact. Americ. Microsc. Soc. **67**, 384—387.

Elton, C., 1947: Animal ecology. in J. S. Huxley's Text-books of animal biology. Sidgwick and Jackson, London VIII, 209.

Entz, B., & F. Lukacsovics, 1957: Untersuchungen im Winterhalbjahr an einigen Balatonsee-Fischen zwecks Feststellung ihrer Ernährungs-, Wachstums- und Vermehrungsumstände. Annal. Biol. Tihany, **24**, 85—86.

Francé, R., 1894: Zur Biologie des Planktons. Biol. Zbl. **14**, 33—38.

Sebestyén, O., 1931: Contribution to the biology and morphology of Leptodora kindtii Focke (Crustacea, Cladocera). Arb. Ung. Biol. Forschungsinst. **4**, 151—170.

— 1933: The daily vertical migration of Leptodora kindtii Focke (Crustacea, Cladocera) in lake Balaton. Ibid. **6**, 104—118.

— 1949: On the life-method of the larva of Leptodora kindtii Focke (Cladocera, Crustacea). Hungarica Acta Biologica **1**, 71—81.

— 1957: Parti tanulmany. Study on organic sediment in the erosion-littoral of Lake Balaton. Annal. Biol. Tihany **24**, 165—181.

— 1959: Studie über das organische Sediment im Erosionslitoral des Balaton Sees. Arch. f. Hydrobiol. **55**, 371—391.

Dr. Olga Sebestyén
The Biological Research Institute
Tihany

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	283—296

W. Wunder

Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft
am Zoologischen Institut der Universität Erlangen

EINPFLANZUNG VON FREMDKÖRPERN AUS KUNSTSTOFFEN UND ANDEREM IN DIE MUSKULATUR UND IN DIE LEIBESHÖHLE VON FISCHEN VERSUCHE AN KARPFEN (*CYPRINUS CARPIO* L.)[1]

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 283
II. Material und Methoden 285
III. Versuchsreihen 286
1. Versuchsreihe: Fäden in der Nackengegend durch die Muskulatur gezogen, Fadenenden frei vorstehend 286
2. Versuchsreihe: Fäden in der Nackengegend durch die Muskulatur gezogen, Fadenenden doppelt verknotet 286
3. Versuchsreihe: Einschieben von Plättchen aus verschiedenem Material in die Muskulatur 287
4. Versuchsreihe: Einpflanzung von Fremdkörpern, meistens in Plättchenform, in die Leibeshöhle 289
IV. Besprechung der Ergebnisse und Vergleich mit den Angaben in der Literatur 291
V. Zusammenfassung 294
VI. Literaturverzeichnis 295

I. EINLEITUNG

Kunststoffe spielen eine immer größere Rolle für den Menschen. Als Kleidung und Wäsche kommen sie in unmittelbare Berührung mit der Oberfläche des Körpers. Als Fäden dienen sie zum Nähen von Wunden. Als Ersatz für Zähne und Knochen werden sie in Form von rundlichen Körpern und Platten zwischen lebendes Gewebe verpflanzt. Schon oft hat man warnend die Stimme erhoben (Nothdurft 1959a, b), daß durch derartige Fremdkörper nicht nur Juckreiz, Hautrötungen und Entzündungen sowie hartnäckige Hautausschläge hervorgerufen werden können, sondern daß auch direkt krebsartige Wucherungen auf diese Weise verursacht werden können. Man spricht ja direkt heute von „cancerogenen" Stoffen.

Immer wieder war man bestrebt, auf Grund von Versuchen an Tieren, und zwar besonders an Ratten und Mäusen, einen sicheren Anhalt für die Beantwortung der Frage zu gewinnen, ob Kunststoffe schwere biologische Schädigungen verursachen können. Dabei konnte man an Inzuchtstämmen von weißen Mäusen, aber auch an Wistarratten, tatsächlich unter bestimmten Bedingungen mit solchen Stoffen krebsartige Wucherungen erzeugen, die sich sogar noch auf gesunde Tiere überpflanzen ließen und ihre Bösartigkeit bewahrten (Oppenheimer und Mitarbeiter 1953).

[1]) Herrn Prof. Dr. Bückmann, Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland und des Fischereibiologischen Instituts der Universität Hamburg, zum 60. Geburtstag gewidmet vom Verfasser.

Daß chemische Stoffe und gewisse physikalische Reize auch beim Menschen Krebs hervorrufen können, ist schon lange bekannt. Nach K. H. Bauer (1948) wurde der Schornsteinfegerkrebs zum ersten Male 1775 von Pott beschrieben, der Teerkrebs 1875 von Volkmann, der Blasenkrebs der Anilinarbeiter 1885 von Rehn, der Röntgenkrebs 1902 von Frieben.

Es gibt jedoch auch neuere Untersuchungen und Beobachtungen von Oppenheimer und Mitarbeitern (1955) und von Nothdurft (1956a, b), die bei Einpflanzung von Fremdkörpern verschiedener Art unabhängig von ihrer chemischen Beschaffenheit Schädigungen und Wucherungen im Nachbargewebe erzielten.

Kunststoffe finden in der Fischerei Anwendung zur Herstellung von Netzen. Dabei hat man bisher noch keine Schädigungen beim Menschen und bei den Fischen beobachtet. Auch Verpackungsmaterial aus Kunststoffen führt sich immer mehr ein in Form von Beuteln oder durchsichtigen Behältern. Man hat aber auch Kunststoffe zur Fischmarkierung benutzt.

Schäperclaus (1954) veröffentlichte zum ersten Male Beobachtungen, nach denen bei Perlonmarkierung beim Karpfen 7 Monate nach Anbringung des Fadens in der Schwanzgegend hinter der Rückenflosse Reizgeschwülste auftraten. Die Wucherungen erreichten Haselnußgröße und wurden bei 3 bis 10% der Fische beobachtet. Dabei zeigten die Karpfen von einem bestimmten Stamm bis zu 40% Perlongeschwülste. Es scheint also eine gewisse erbliche Disposition für derartige Bildungen vorzuliegen. Dies erinnert an die Verhältnisse bei den Mäusen[1]).

Diese Beobachtung von Schäperclaus erschien deshalb besonders merkwürdig, weil Klust und Mann (1952a, b) schon jahrelang Markierungen mit Perlonfaden vorgenommen hatten, ohne jemals ähnliche Beobachtungen zu machen.

Der Fischbestand von Schäperclaus hatte nun gleichzeitig Bauchwassersucht, wobei ja durch Bakterien (*Pseudomonas punctata*) verursachte Hautgeschwüre auftreten können, die sich besonders gerne an der Markierungsstelle bilden. Über Geschwürbildungen an der Markierungsstelle in Teichen mit Bauchwassersucht wurde von mir 1958 berichtet. Sie traten aber unabhängig von der Markierungsart auch bei Marken aus nichtrostendem Stahl auf.

Bei Perlonmarkierung konnte ich ebensowenig wie Klust und Mann Geschwulstbildungen feststellen. Es traten nur bei tiefem Sitz der Marke Scheuerwunden auf, in denen sich die Erreger der Bauchwassersucht besonders gerne festsetzten und Geschwüre verursachten.

Es ist anzunehmen, daß der von Schäperclaus benutzte Perlonfaden andere Eigenschaften hatte als das Perlonmaterial von Klust und Mann und von mir. Schäperclaus benutzte Perlonseidenzwirn mit S-Drehung 34 4/3, wir Cordzwirn aus endlosem Perlon 0,68 mm stark und Faserzwirn 32/9 sowie 40/9 mit einer Dicke von 0,72 und 0,60 mm.

In späterer Zeit konnte ich mit Polyvinylchloridschlauch, der von Lillelund (1954) zum ersten Male zur Fischmarkierung benutzt wurde, ähnliche Beobachtungen machen (Wunder 1958). Wenn das Material weich war, gab es keinerlei Geschwülste. Wenn es aber nach längerer Lagerung hart geworden war, traten bei etwa 5% der Fische Wucherungen an der Markierungsstelle auf, ähnlich wie sie Schäperclaus bei Perlon beobachtet hatte. Die Versuche wurden in Teichwirtschaften in Schleswig-Holstein 1957 durchgeführt. Bauchwassersucht kam in den Betrieben nicht vor. In letzterem Fall lag der Gedanke nahe, daß das gleiche chemische Material einmal glatt und weich keine Reaktionen auslöst, das andere Mal aber in hartem Zustand Schädigungen des Nachbargewebes zur Folge hat. Im Falle von Schäperclaus war der Perlonfaden weich. Er hatte aber vielleicht eine rauhe Oberfläche oder andere physikalische Eigenschaften.

Nach diesen Beobachtungen von Schäperclaus bei Perlonfäden und von Wunder bei Polyvinylchloridschlauch bestimmter Beschaffenheit erschien es also möglich, daß auch bei Fischen Kunststoffe Wucherungen verursachen können.

Es wäre vielleicht noch zu erwähnen, daß an der Fischwirbelsäule durch mechanischen Reiz bei der Markierung durch Perlon und durch nichtrostenden Stahl (V2A-Material) gewisse Veränderungen teilweise mit Verdickungen am Knochen ausgelöst werden können (Wunder 1955a). Hier handelt es sich aber offenbar um mechanischen Reiz bei zu tief sitzender Pfeilmarke und bei geknotetem Perlonfaden.

Es erschien überhaupt die Klärung dieser Frage, ob Kunststoffe schädliche Reaktionen am Fischkörper auslösen können, nicht gut möglich durch die Anbringung von bestimmten Marken.

[1]) Weiße Inzuchtmäuse neigen sehr zur Geschwulstbildung, während derartige Gebilde bei den dunklen wildlebenden Mäusen so gut wie nie auftreten.

Hier können zu viele verschiedenartige Reize gleichzeitig einwirken: einmal kann die chemische Beschaffenheit des Kunststoffes selbst eine Rolle spielen. Dann kann aber auch die chemische Beschaffenheit des Weichmachers von Einfluß sein, der unter Umständen bei längerer Lagerung nach außen wandert. Weiterhin kann aber auch die physikalische Beschaffenheit des Fadens von Bedeutung sein. Der Faden kann glatt, aufgerauht, einfach oder mehrfach gedreht sein. Bei fest sitzendem Faden wirkt sich dies vielleicht noch nicht so sehr aus. In diesem Fall wächst der Faden ein oder er schneidet ein. Bei locker sitzendem Faden kann aber eine Scheuerwirkung entstehen. Besonders ist dies der Fall, wenn der Faden durch eine Marke belastet ist, die sich beim Umherschwimmen des Fisches ständig bewegt. Der Faden kommt dann also gar nicht zur Ruhe, sondern er arbeitet ununterbrochen, und durch die physikalischen Eigenschaften des Fadens könnte in diesem Fall durch einen ständigen Reiz eine Geschwulstbildung hervorgerufen werden. Aus diesem Grunde wurde mit einer Versuchsanordnung gearbeitet, bei der das Kunststoffmaterial in den Körper der Fische verpflanzt wurde.

II. MATERIAL UND METHODEN

Einer Reihe von Herren bin ich für die Beschaffung von Material dankbar. Herr Dr. Klust vom Institut für Netzforschung der Bundesforschungsanstalt für Fischerei in Hamburg stellte mir verschiedene Kunststoffe in Fadenform zur Verfügung. Herr Privatdozent Dr. Schildknecht vom Chemischen Institut der Universität Erlangen gab mir Auskunft über verschiedene chemische Fragen und vermittelte die Besorgung von Kunststoffen in Form von Platten und Stäben. Herr Dr. Richard Jacob, Fränkische Lederfabrik, Rehau/Opf., Plastika G.m.b.H., stellte mir Material von verschiedenen Kunststoffen zur Verfügung. Herr Dr. Lillelund vom Institut für Fischereibiologie der Universität Hamburg vermittelte mir das Markierungsgerät mit Polyvinylchloridschlauch. Allen diesen Herren möchte ich meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Bei der Einpflanzung der Fremdkörper in den Fisch wurde auf Narkose, die sehr wohl mit Urethan möglich wäre (Wunder 1953), verzichtet. Die aus dem Wasser herausgenommenen Karpfen wurden in feuchte Tücher gewickelt und auf einer Schaumgummiunterlage, die mit Filtrierpapier bedeckt war, operiert. Einschließlich der Markierung dauerte die Operation bei einem Fisch etwa 3 Minuten. Wenn die Augen gut bedeckt waren und wenn der Fisch gut eingehüllt war, erfolgten keinerlei Bewegungen, und die Tiere schwammen sofort nach der Operation normal im Wasser umher. Abgesehen davon, daß die Narkose sehr viel mehr Zeit in Anspruch nimmt, scheinen mir die Fische an der Narkose und ihrer Nachwirkung mehr zu leiden, als an dem in kürzester Zeit und auf schonendste Weise durchgeführten Eingriff. Blutungen traten nur ausnahmsweise auf, wenn ein größeres Gefäß getroffen wurde. Die Blutgerinnung erfolgte rasch und ein Abbinden von Gefäßen war nicht nötig. Alle Fische überstanden die Eingriffe gut.

Die Fische wurden im Zoologischen Institut Erlangen im Frühjahr 1958 operiert und anschließend in Versuchsteiche gebracht, wo sie unter günstigen natürlichen Bedingungen heranwuchsen. Im Herbst 1958 wurden sie wieder lebend ins Zoologische Institut zurückgebracht und dort ausgewertet.

Das folgende Material wurde angewandt:

I. In Fadenform

a) Polyamide

1. Perlonprobe (Farbenfabriken Bayer), Durchmesser 0,25 mm
2. Platil (Dr. Plate, Bonn), Durchmesser 0,25 mm
3. Grilon (Nylon aus der Schweiz), Durchmesser 0,25 mm
4. Grilon (Nylon aus der Schweiz), Zwirn (Td. 90×4) aus endlosen Fäden, Durchmesser 0,25 mm
5. Polyamid (Nylon-Zwirn) (Td. 100/4) aus endlosen Fäden, Durchmesser 0,2 mm

b) Polyvinylalkohol

6. Manryo (japanisch), Durchmesser 0,25 mm

c) Polyäthylen

7. Polyäthylen (Farbwerke Höchst), Durchmesser 0,25 mm
8. Polyäthylen (Courlene X_3), orangefarben, England, Durchmesser 0,22 mm

d) Polyvinylidenchlorid (Mischpolymerisat)
9. Saran (Dr. Plate, Bonn), Durchmesser 0,23 mm
10. Saran (Harlon), spinngefärbt rot, Durchmesser 0,25 mm

e) Polyacrylnitril
11. Polyacrylnitril (PAN Farbenfabriken Bayer), feines Einfachgarn, endloser Faden (Td. 100)
12. Polyacrylnitril (Kunstseiden A. G., Wuppertal), Zwirn aus endlosen Fäden, Durchmesser 0,26 mm

f) Polyester
13. Polyester (Diolen-Zwirn) (Td. 100×3), Vereinigte Glanzstoffabrik, Durchmesser 0,20 mm
14. Polyester Trevira (Td. 1000), Einfachgarn, endlose Fäden, mattiert, Farbwerke Höchst
15. Polyester Trevira (Td. 840), Einfachgarn aus endlosen Fäden (glänzend), Farbwerke Höchst

II. In Plättchenform

a) Polyvinylchloridplättchen (PVC)
1. PVC weich 1 a
2. PVC weich 1 b
3. PVC 1 c
4. PVC weich 1 d
5. PVC hart 2 a
6. PVC hart 2 b
7. PVC hart 2 c
8. PVC hart, ohne Weichmacher
9. PVC-Schlauch eingerollt

b) Polyäthylen
10. Polyäthylen weich
11. Polyäthylen hart, schwarz dick

c) Andere Kunststoffe
12. Silicon-Kautschukplättchen
13. Cellitplättchen
14. Polystyrolplättchen
15. rote Zelluloidplättchen

d) Anderes Material
16. V2A-Stahlplättchen
17. Perlmutterknopf
18. Hornknopf
19. Glasknopf

Abb. 1 erläutert die Versuchsreihen.

Die Kunststoffäden wurden entweder in der Nackengegend nur durch die Haut und Muskulatur gezogen, wie dies bei *a* zu sehen ist. Die freien Enden des Fadens standen dann kurz vor.

Bei der unter *b* dargestellten Methode wurden die Fadenenden doppelt verknotet, so daß eine feste Verankerung erfolgte.

Die Kunststoffplättchen oder anderes Material in dieser Form wurden in die Muskulatur eingeschoben. Unter *c* ist ein solches Plättchen zu sehen, das in den Wundkanal *d* eingeschoben wurde. Die Öffnung dieses Kanals *e* ist durch eine Naht *f* verschlossen.

Die Einschiebung von Kunststoffplättchen in die Leibeshöhle ist ebenfalls auf Abb. 1 zu sehen. Das Plättchen *g* wurde durch den Einschnitt in die Körperwand *h* in die Leibeshöhle geschoben und die Wunde durch die Naht *i* verschlossen.

III. VERSUCHSREIHEN

1. Versuchsreihe: Fäden in der Nackengegend durch die Muskulatur gezogen, Fadenenden frei vorstehend

Diese Methode bewährte sich nicht. Fast sämtliche Fäden wurden durch den Wundkanal als Fremdkörper nach außen abgestoßen. Unterschiede, die mit dem Material der Fäden zusammenhängen, konnten nicht festgestellt werden.

2. Versuchsreihe: Fäden in der Nackengegend durch die Muskulatur gezogen, Fadenenden doppelt verknotet

Diese Methode bewährte sich im allgemeinen sehr gut, und von den 30 Versuchen waren fast alle geknüpften Fäden bei Versuchsende vorhanden. Leider kam da-

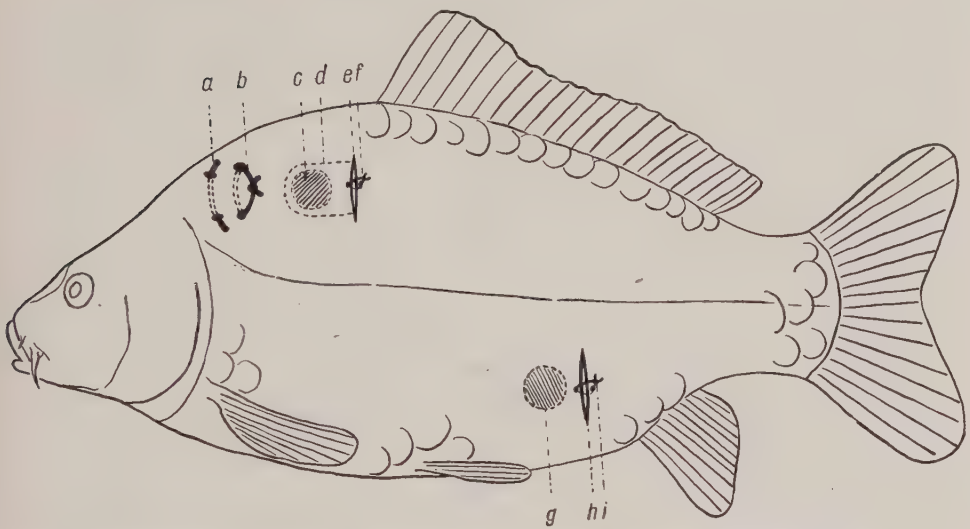


Abb. 1. Schematische Darstellung der beim Karpfen durchgeführten Experimente. Bei *a* ist zu sehen, daß ein Kunststoffaden durch die Haut und durch die Muskulatur gezogen wurde. Die Enden des Fadens ragen frei vor. Bei *b* ist dieselbe Methode gewählt, nur ist der Faden doppelt verknüpft. Das Kunststoffplättchen *c* wurde zwischen die Muskulatur geschoben in der Nackengegend. Mit einem Skalpell wurde ein Wundkanal *d* geschaffen. Die Öffnung der Wunde *e* ist durch eine Naht *f* verschlossen.
In die Leibeshöhle wurde ein Kunststoffplättchen *g* eingeschoben. Die Öffnung der Wunde *h* wurde durch die Naht *i* geschlossen.

durch eine Störung in die Experimente, daß sich die Fische nachträglich mit Bauchwassersucht ansteckten. Es traten zwar keine Stückverluste bei den Fischen auf, aber es bildeten sich durch Ansteckung mit Bakterien gerade an den Wundstellen teilweise Geschwüre und auch einige geknüpfte Fäden eiterten auf diese Weise aus dem Körper. Typische Geschwulstbildungen wurden in keinem Falle beobachtet. Die Fäden aus verschiedenartigstem Material heilten, wenn keine Infektion vorlag, reaktionslos ein. Die Infektion war vollkommen unabhängig von dem Material des Fadens.

Man muß bei diesen Versuchen bedenken, daß sie in mancher Hinsicht abweichen von den Verhältnissen bei der Fadenmarkierung mit Plättchen. In vorliegendem Fall wurde der Faden festgeknüpft, so daß er keinen Spielraum hatte. Er war außerdem unbelastet (ohne Marke), so daß keine Bewegung und somit auch keine Scheuerwirkung entstehen konnte. Wenn die chemische Beschaffenheit des Fadens von ausschlaggebender Bedeutung gewesen wäre, so hätte man Wucherungen bei dieser Versuchsanordnung erwarten müssen, die aber nicht auftraten.

3. Versuchsreihe: Einschieben von Plättchen aus verschiedenem Material in die Muskulatur

Ausführung der Operation: Mit einem Skalpell wurde durch die Haut in die Muskulatur eingestochen. Der Fremdkörper wurde mit einer Pinzette in den Wundkanal eingeschoben, und die Öffnung der Wunde wurde durch eine Naht mit Catgut oder Nähseide verschlossen. Die Nähte wurden nicht entfernt. Es wurde

nicht steril gearbeitet, das heißt, es fand weder eine Desinfektion der Operationsstelle statt, noch waren Skalpell, Pinzette und Nadel steril. Trotzdem erfolgte in den meisten Fällen eine reaktionslose Einheilung der Fremdkörper, wenn nicht eine Infektion von außen hinzukam, die Geschwürbildung, Gewebezerfall und Abstoßung der Fremdkörper zur Folge hatte.

Bei 36 Versuchen erfolgte 26mal, das heißt etwa in zwei Drittel der Fälle, eine reaktionslose Einheilung der Fremdkörper. In einem Drittel der Fälle war eine Ansteckung mit Bauchwassersucht erfolgt, und bei der Geschwürbildung eiterte entweder der Fremdkörper vollkommen heraus, oder er war noch vorhanden, aber die Umgebung war entzündet. Dabei kam es aber nicht auf die chemische Beschaffenheit des Fremdkörpers an. Wenn er hart und kantig war oder aus sprödem sperrigen Material bestand, blieb der Wundkanal länger offen, und es war eine größere Infektionsgefahr gegeben. Während PVC-Material anstandslos 13mal einheilte und nur 3mal abgestoßen wurde, eiterten z. B. Hornknöpfe, Glasknöpfe regelmäßig heraus, und auch ein Zelluloidplättchen wurde abgestoßen.

Abb. 2 zeigt einen Perlmutterknopf, der reaktionslos in der Nackenmuskulatur eingeheilt war. Bei Polystyrolplättchen war festzustellen, daß einmal eine Einheilung und einmal eine Abstoßung erfolgte. PVC-Schlauch geknäuelt, der be-

Abb. 2. Ein Perlmutterknopf heilte reaktionslos in der Muskulatur der Nackengegend des Karpfens ein.

sonders sperrig war, wurde einmal abgestoßen und im zweiten Fall lag noch eine Entzündung durch Bauchwassersuchtgeschwür in der Umgebung des Fremdkörpers vor. Es ist bei dieser Versuchsreihe nicht möglich, eine Beziehung zwischen der chemischen Beschaffenheit und dem Auftreten der Geschwüre zu finden. Geschwulstbildungen erfolgten überhaupt nicht.

4. Versuchsreihe: Einpflanzung von Fremdkörpern, meistens in Plättchenform, in die Leibeshöhle

Ausführung der Operation: In der Bauchgegend zwischen After und Ansatz der Bauchflosse wurde ein senkrechter Einschnitt mit dem Skalpell durch die Bauchwand gemacht. Mit einer Pinzette wurde der Fremdkörper in die Leibeshöhle eingeschoben, und die Wundöffnung wurde durch eine Naht verschlossen.

Bei dieser Versuchsanordnung erfolgt anstandslos in jedem Fall eine Verheilung der Wundstelle ohne Infektion von außen. Abb. 3 zeigt eine Narbe nach einer solchen Operation.

Die verschiedenartigsten Fremdkörper heilten in der Leibeshöhle ein, ohne Reaktionen auszulösen. Von 10 operierten Fischen wurden 9 wieder gefangen. 8 Karpfen wiesen die reaktionslos eingeheilten Fremdkörper auf. Auf Abb. 4 gibt der schwarze Pfeil die Lage eines Knäuels aus PVC-Schlauch an, der etwa 1 cm Durchmesser zeigt und über dem Hoden zwischen Darm und Leber liegt. Abb. 5 zeigt ein Plättchen aus PVC hart ohne Weichmacher, das in der Leibeshöhle seitlich des Ovars eingeheilt ist. Abb. 6 zeigt in ähnlicher Lage ein rotes Zelluloidplättchen.

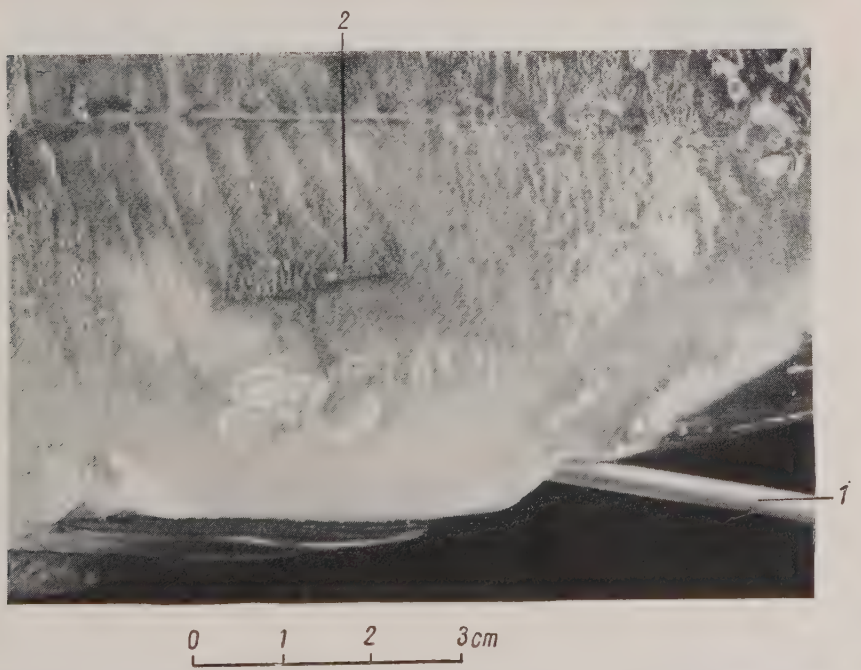


Abb. 3. Die Wunden bei der Einschiebung von Plättchen in die Leibeshöhle heilten sehr gut. An der schwarzen Narbe war die Operationsstelle zu erkennen. Eine Sonde (*1*) ist in die Afteröffnung eingeführt. Die Narbe (*2*) hat T-förmige Gestalt.

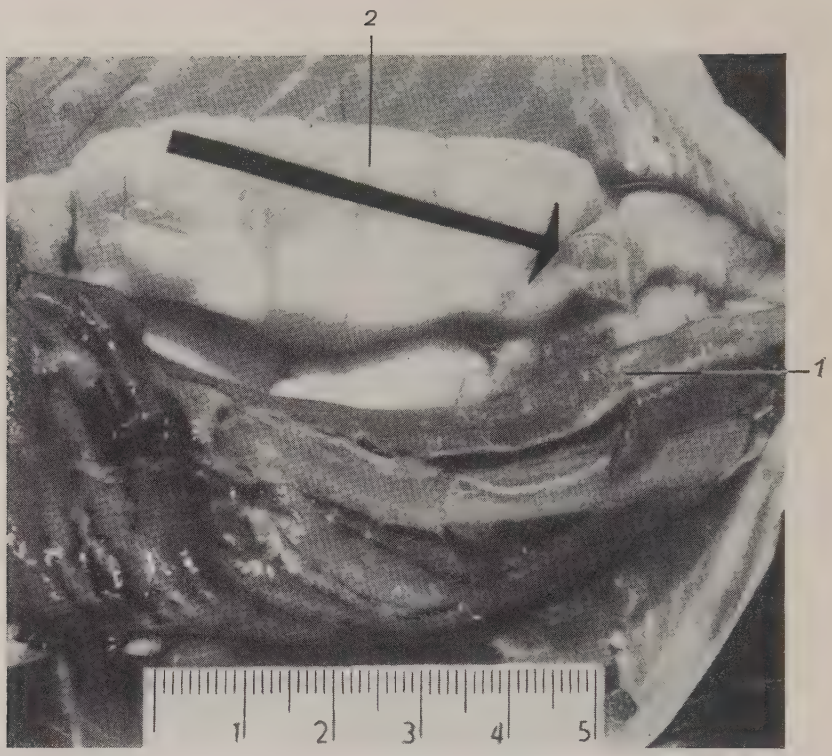


Abb. 4. Polyvinylchloridschlauch zusammengeknäuelt im Durchmesser von 1 cm heilte reaktionslos in der Leibeshöhle ein. Der Fremdkörper liegt zwischen Darm und Leber (*1*) und zwischen dem Hoden (*2*).

Auf Abb. 7 ist ein reaktionslos eingeheiltes Polystyrolplättchen in der Leibeshöhle in der Nachbarschaft des Hodens, der Schwimmblase, der Leber und des Darmes zu sehen.

Bei dieser Versuchsanordnung erfolgte in keinem Experiment eine Infektion von außen oder irgendeine Reaktion

In einem Versuch war durch ein sehr scharfkantiges Polystyrolplättchen offenbar die Darmwand verletzt worden. Der Fremdkörper wurde auf dem Weg über den Darm nach außen abgestoßen. Abb. 8 zeigt noch die Narbe an der Darmwand, die gut verheilt war.

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß beim Karpfen verschiedenartigste Kunststoffe, darunter auch Polystyrol, welches nach Angaben in der Literatur besonders krebserzeugend wirken soll, anstandslos in der Leibeshöhle einheilten. Es erfolgte weder eine Entzündung in der Umgebung, noch eine Abkapselung oder gar eine Geschwürbildung. In die Leibeshöhle wurden eingepflanzt: Polyvinylchloridschlauch hart zusammengeknäuelt, PVC-Plättchen ohne Weichmacher, Polyäthylenplättchen, Polystyrolplättchen und rote Zelluloidplättchen.

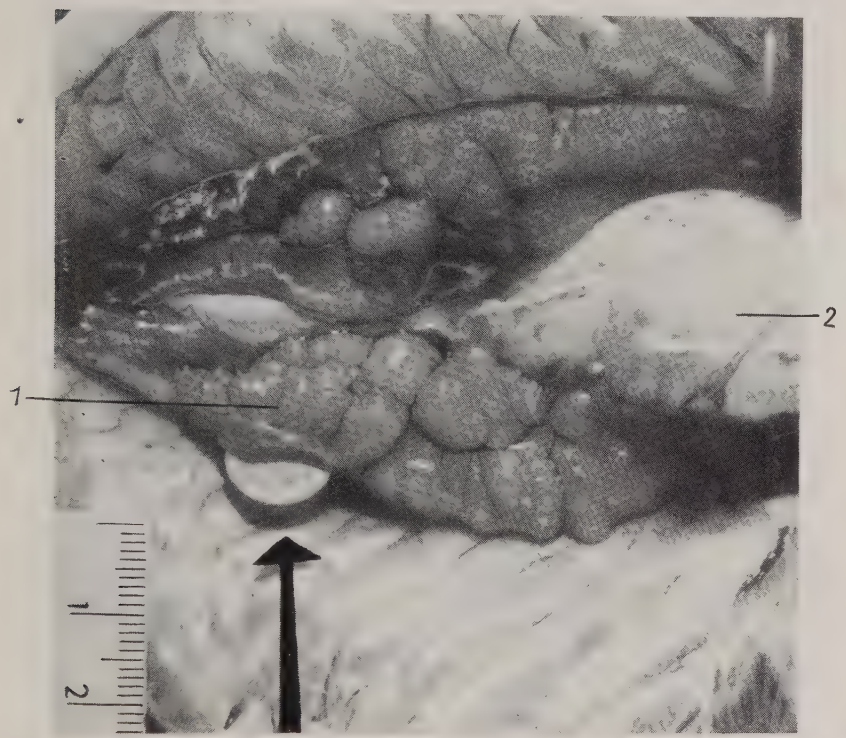


Abb. 5. Der schwarze Pfeil zeigt die Lage eines Plättchens aus Polyvinylchlorid hart ohne Weichmacher an, das anstandslos in der Leibeshöhle eingeheilt ist. *1* = Ovar, *2* = Schwimmblase.

IV. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE UND VERGLEICH MIT DEN ANGABEN IN DER LITERATUR

In der vorliegenden Arbeit werden die ersten Versuche beschrieben, bei denen Fremdkörper verschiedenster Art und insbesondere Kunststoffe in Versuchsreihen in den Fischkörper eingepflanzt wurden. Obwohl die Anzahl der Versuchstiere noch verhältnismäßig klein ist, können schon einige Aussagen gemacht werden.

Lose Kunststoffäden, die in der Nackengegend durch die Haut in die Muskulatur eingezogen worden waren, wurden durch den Wundkanal nach außen abgestoßen.

Wurden bei der gleichen Versuchsanordnung die Fadenenden mehrfach verknotet, so wurden sie in den meisten Fällen bei Versuchsende noch vorgefunden. Nur wenn eine Infektion von außen erfolgte, wurden einige Fäden abgestoßen.

Plättchen aus Kunststoff, Knöpfe und Zelluloidplättchen wurden in die Muskulatur eingeschoben oder in die Leibeshöhle gebracht. In ersterem Fall trat gelegentlich Infektion von außen hinzu und es erfolgte eine Ausstoßung der Fremdkörper. In letzterem Fall heilten die Fremdkörper reaktionslos ein.

Zusammenfassend kann man sagen, daß alle bei der vorliegenden Versuchsanordnung in die Haut, in die Muskulatur und in die Leibeshöhle des Karpfens eingepflanzten Fremdkörper keine typischen Reaktionen auslösten, die auf die chemische Beschaffenheit zurückgeführt werden können.

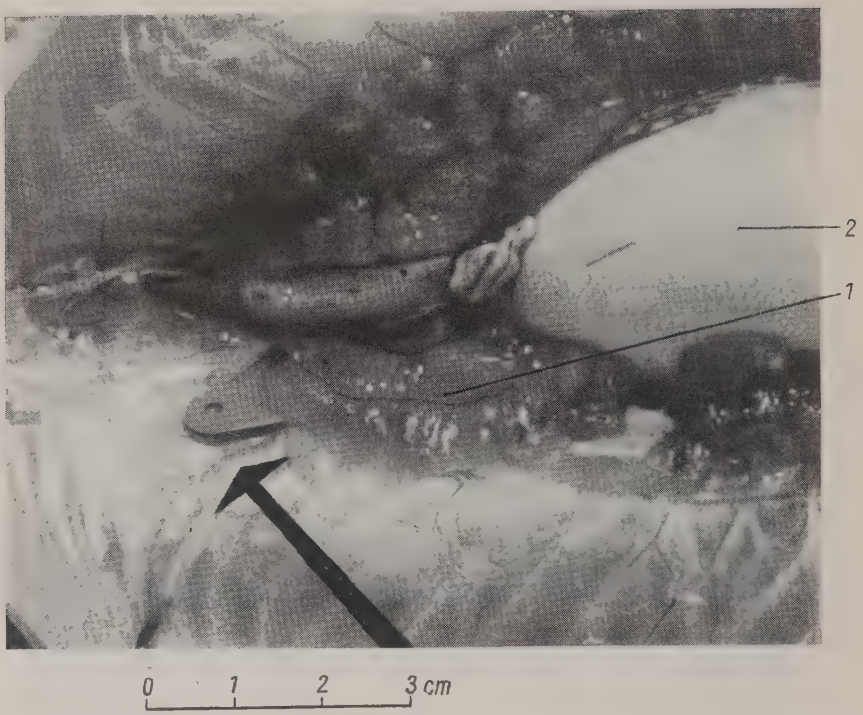


Abb. 6. Ein rotes Zelluloidplättchen mit Loch ist reaktionslos in der Leibeshöhle des Karpfens eingeheilt. Der schwarze Pfeil gibt die Lage des Fremdkörpers an. *1* = Ovar, *2* = Schwimmblase.

Vergleicht man die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bei Fischen mit den Angaben, welche in der Literatur bei Ratten und Mäusen vorliegen, so ist folgendes zu sagen:

Bei Inzuchtstämmen von weißen Mäusen besteht eine große Neigung zur Geschwulstbildung. In einem gewissen Prozentsatz treten Geschwülste unabhängig von der Einpflanzung von Fremdkörpern auf. Durch die Einpflanzung von Fremdkörpern kann aber offenbar der Prozentsatz der Geschwulstbildung wesentlich erhöht werden. Bei wilden dunklen Mäusen wurden diese Geschwulstbildungen auch bei Einpflanzung von Fremdkörpern nur ausnahmsweise beobachtet.

Wistarratten stellen besonders gleichmäßige Züchtungen dar, die einheitliche Ergebnisse liefern sollen. Auch bei Wistarratten hat man nach Einpflanzung von Fremdkörpern Geschwulstbildungen erzielt. Die Versuchsanordnung bei den Nagetieren weicht nun etwas von derjenigen bei den Fischen ab. Bei den Nagetieren wurden in den meisten Fällen bei demselben Versuchstier mehrere Scheiben in die Leibeshöhle eingelegt, und sie verblieben dort oft 1½—2 Jahre, bevor Geschwulstbildungen in Form von Sarkomen auftraten.

Nothdurft (1956a, b) macht dazu folgende interessante Angaben: „Es konnte gesichert werden, daß die physikalische Form der Implantate über Auftreten oder Ausbleiben von Sarkomen entscheidet. Demgegenüber ist die chemische Natur der implantierten Materialien weitgehend belanglos."

Pulverförmige Implantate aus verschiedenen Kunststoffen waren fast durchwegs erfolglos.

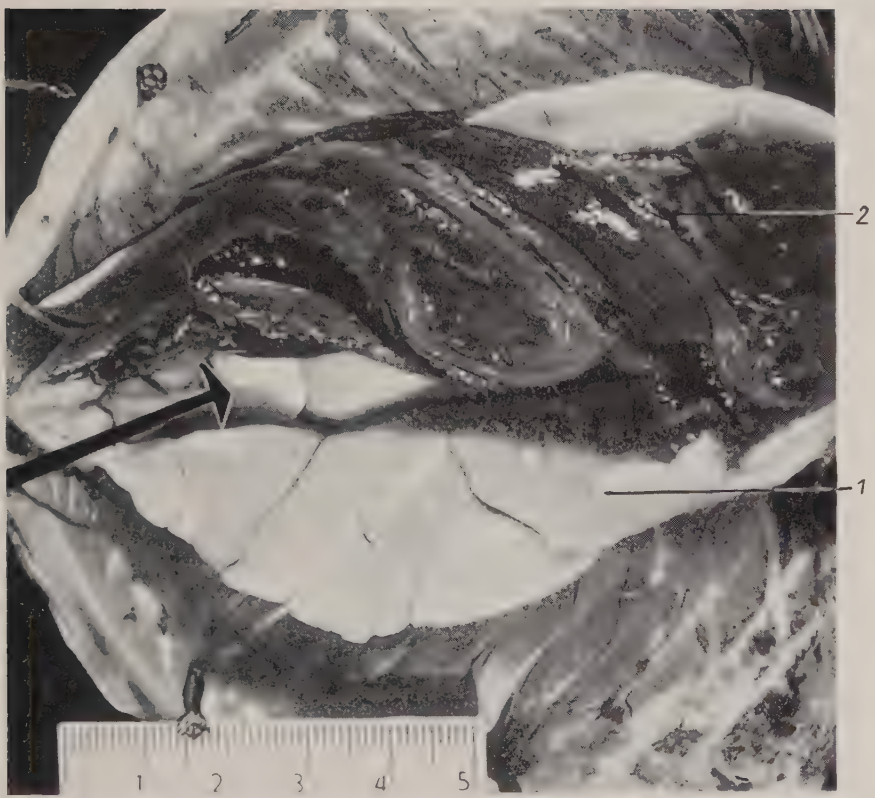


Abb. 7. Der schwarze Pfeil gibt die Stelle an, an der ein Polystyrolplättchen in der Leibeshöhle des Karpfens eingeheilt ist. *1* = Hoden; *2* = Darm und Leber.

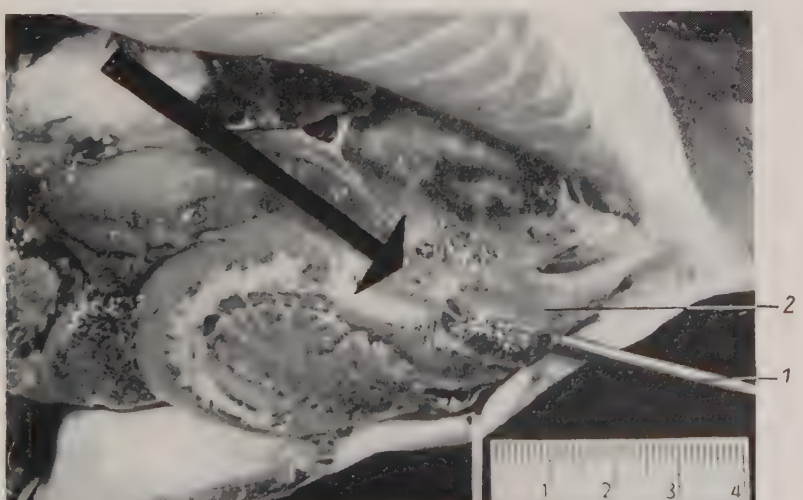


Abb. 8. Der schwarze Pfeil und die Sonde (*1*) zeigen die Narbe. An dieser Stelle ist ein scharfkantiges Polystyrolplättchen nach Verletzung des Darmes auf dem Weg über den Enddarm (*2*) nach außen gestoßen worden.

Eingepflanzte Kugeln, Stäbchen oder Borsten führten höchstens in 37,5 % der Fälle zu Geschwulstbildungen.

Wurden Rundscheiben mit zahlreichen Löchern versehen, so traten im Mittel bei 50 % dieser durchlochten Scheiben Geschwulstbildungen auf.

Bei glatten Rundscheiben ohne Löcher traten in 80 % der Fälle Geschwulstbildungen auf, und zwar war es dabei gleichgültig, ob das Material aus Gold, Silber, Elfenbein, Polystyrol, Hydratzellulose oder Polyvinylchlorid bestand.

Die Versuche von NOTHDURFT sollen weitgehend mit den Ergebnissen von OPPENHEIMER und Mitarbeitern übereinstimmen.

Man könnte nun denken, daß der Karpfen vielleicht zu den Fischarten zählt, die wenig zu Geschwulstbildungen neigen. Während der 30 Jahre meiner Tätigkeit in der Karpfenzucht ist mir nur eine Geschwulstbildung der Haut (Melanosarkom) bei dieser Fischart bekannt geworden. Man könnte aber auch daran denken, daß vorläufig das Material noch zu klein und die Versuchsdauer zu kurz sei. Aus diesen Gründen wurden neue Versuchsreihen angesetzt, und es wurden dabei mehrere Plättchen von Fremdkörpern in die Leibeshöhle eingeschoben, die dort längere Zeit verbleiben sollen.

Nach den bisher vorliegenden Ergebnissen ist es unwahrscheinlich, daß die Perlongeschwülste von SCHÄPERCLAUS und die Polyvinylchloridschlauchgeschwülste von WUNDER an der Markierungsstelle durch die chemische Beschaffenheit des Materials ausgelöst werden. Es scheint dabei vielmehr die physikalische Beschaffenheit des Materials und der Dauerreiz bei dem Scheuern und der Bewegung des Fadens von Wichtigkeit zu sein. Genauere Angaben darüber können aber erst gemacht werden, wenn neue Versuche dazu angestellt werden.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Bei Fischmarkierung mit Fäden aus Kunststoff (Perlon, Polyvinylchloridschlauch) war unter bestimmten Bedingungen eine Geschwulstbildung an der Haut beobachtet worden.

Es wurden deshalb planmäßige Experimente zu der Frage angestellt, ob nach der Einpflanzung von Kunststoffen und anderen Fremdkörpern in die Muskulatur und in die Leibeshöhle beim Karpfen irgendwelche Schädigungen nachweisbar sind, ähnlich wie sie bei Ratten und Mäusen bekannt sind.

Fäden aus Kunststoff verschiedener Art wurden durch die Haut in die Muskulatur eingezogen. Lose Fäden wurden als Fremdkörper abgestoßen. Doppelt verknotete Fäden heilten reaktionslos ein, wenn keine Infektion von außen hinzukam.

Kunststoffplättchen und andere Fremdkörper wurden in die Muskulatur und in die Leibeshöhle eingeschoben.

In der Muskulatur wurde ein Teil der Fremdkörper nach Infektion abgestoßen. Dabei handelte es sich aber nicht nur um sperriges Material gewisser Kunststoffe, sondern auch um Hornknöpfe und Glasknöpfe.

Die meisten Fremdkörper heilten reaktionslos in der Muskulatur ein.

Auch in der Leibeshöhle, wo keine Infektion die Versuche störte, erfolgte eine reaktionslose Einheilung. In einem Fall war durch ein scharfkantiges Kunststoffplättchen der Darm verletzt worden und dieses Plättchen gelangte über den After nach außen.

Bei der vorliegenden Versuchsanordnung heilten in die Muskulatur und in die Leibeshöhle eingepflanzte Kunststoffe und andere Fremdkörper in Fadenform und in Plättchenform reaktionslos ein, wenn keine Infektion von außen dazukam.

Die Versuche laufen bisher über ein halbes Jahr. Sie sollen erweitert und über längere Zeit fortgesetzt werden.

VII. Literaturverzeichnis

Amlacher, E., 1957: Mikroskopisch-anatomische und histochemische Studien an einer Blumenkohlgeschwulst beim Ukelei (Alburnus lucidus Heck). Abh. u. Ber. Naturkunde und Vorgeschichte **10**, 61—70.

Bauer, K. H., 1948: Bericht über die Krebs-Tagung in Heidelberg am 18. 7. 1948. Z. f. Krebsforsch. **56**, 207.

— 1949: Das Krebsproblem. Heidelberg, Springer.

Domagk, G., 1956: Die experimentelle Geschwulstforschung. In: Buchner, Letterer, Ronlet: Lehrbuch der Allgem. Pathologie **6**, 242—367, Springer.

Druckrey, H., u. Schmähl, D., 1952: Cancerogene Wirkung von Kunststoffolien. Z. f. Naturforschung **7b**, 353—356.

— 1954a: Cancerogene Wirkung von Polyäthylen-Folien an Ratten. Ibid. **9b**, 452—530.

— 1954b: Cancerogene Wirkung von Quarz bei Implantation an Ratten. Die Naturwissensch. **41**, 534.

Fitzhugh, A. F., 1953: Malignant Tumors and High Polymers. Science **118**, 783.

Klust, G., u. Mann, H., 1952a: Eine neue Methode der Karpfenmarkierung. Der Fischwirt Nr. 2.

— 1952b: Fischmarkierungen mit Perlonzwirnen. Fischereiwelt H. 2.

Lillelund, K., 1954: Fischmarkierungen in holsteinischen Seen. Der Fischwirt Nr. 11.

— u. Hempel, G., 1954: Markierungsversuche an Süßwasserfischen in norddeutschen Seen. Kurze Mitt. Inst. Fischereibiologie Univ. Hamburg Nr. 5.

Nothdurft, H., 1955a: Die experimentelle Erzeugung von Sarkomen bei Ratten und Mäusen durch Implantation von Rundscheiben aus Gold, Silber, Platin oder Elfenbein. Die Naturwissensch. **42**, 75.

— 1955b: Über die Sarkomauslösung durch Fremdkörperimplantationen bei Ratten in Abhängigkeit von der Form der Implantate. Ibid. **42**, 106.

— 1956a: Experimentelle Sarkomauslösung durch eingeheilte Fremdkörper. Strahlentherapie **100**, 192—210.

— 1956b: Experimentelle Sarkome durch reizlos einheilende Fremdkörper. Strahlentherapie, Sonderband Nr. 34 „Krebsforschung und Krebsbekämpfung", 14—27.

Oppenheimer, B. S., Oppenheimer, E. T., and Stout, A. P., 1952: Sarcomas Induced in Rodents by Imbedding Various Plastic Films. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. **79**, 366—369.

— and Danishefsky, I., 1953: Malignant Tumors Resulting from Imbedding Plastics in Rodents. Science **118**, 305—306.

— and Eirich, F. R., 1953: Ohne Titel, Antwort auf die Arbeit von Fitzhugh. Science **118**, 783—784.

— 1955: Further Studies of Polymers as Carcinogenic Agents in Animals. Cancer Research **15**, 333—340.

Pflugfelder, O., 1948: Experimentell-parasitologische Untersuchungen unter Berücksichtigung des Geschwulstproblems. Roux' Arch. Entw. mech. **143**, 304—331.

Plehn, M., 1906: Über Geschwülste bei Kaltblütlern. Z. Krebsforsch. **4**, 525—564.

— 1909: Über einige bei Fischen beobachtete Geschwülste und geschwulstähnliche Bildungen. Ber. bayer. biol. Vers. Anstalt München **2**, 55.

Schäperclaus, W., 1953: Die Blumenkohlkrankheit der Aale und anderer Fische der Ostsee. Z. Fischerei u. d. Hilfswiss. **2**, N. F., H. 1/2.

— 1954: Erfahrungen mit der Fischmarkierung durch Perlonfäden. Deutsche Fischereizeitung Nr. 8, 225—228.

Schlumberger, H. G., 1958: Krankheiten der Fische, Amphibien und Reptilien. Pathologie der Laboratoriumstiere **2**, 714—761.

Wunder, W., 1953: Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration innerer Organe (Hoden, Ovar, Milz) beim Karpfen (Cyprinus carpio L.). Roux' Arch. f. Entw. mech. **146**, 407—420.

Wunder, W., 1955a: Beeinflussung der Ausbildung der Wirbelsäule durch mechanischen Reiz beim Karpfen (Cyprinus carpio L.). Verh. Deutsch. Zool. Ges. Erlangen, 256—274.
— 1955b: Das Verhalten von Hoden, Niere und Leber nach Entfernung von Teilstücken beim Karpfen (Cyprinus carpio L.). Zool. Anz. **155**, 232—239.
— 1958: Über die Schädigung der Karpfen durch Markierung in gesunden Teichen und in Teichen mit Bauchwassersucht. Der Fischwirt Nr. 5.

Prof. Dr. W. Wunder
Zoologisches Institut
Erlangen
Universitätsstraße 19

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	297—301

C. W. Beklemishev

Oceanological Institute, Academy of Sciences, U. S. S. R.

BIOTOPE AND COMMUNITY IN MARINE PLANKTON

The aim of this report is an attempt to describe some main features in the distribution of marine plankton in terms of biocoenology (synecology). I am using the following main notions[1]):

The biocoenosis (community) is such a relatively uniform part of the life on the Earth, each part of which is more like its other parts than parts of an adjacent community (W. N. Beklemischev 1928). The biotope is a part of medium inhabited by a given community. The boundaries between communities are chiefly due to differences in the environment (biotopical conditions). The boundaries of biotopes on solid substrata are easily noticeable, but this is not the case in the open sea.

Water masses are relatively homogenous within each sea or ocean basin, commensurable with it, and have certain physical, chemical, and biological characteristics. As a rule, an ocean is composed of several water masses. Two or more water masses situated over each other form a structure. A heterotopical plankton species is a species inhabiting different water masses of a given structure during different stages of its life history (for ex. *Euphausia superba* or *Velella spirans*).

The ranges of most oceanic species of plankton are not divided into discrete habitats, but are continuous. On the contrary, on solid substrata the ranges of many species are networks that corresponds to the diversity of the environment. It is true that the distribution of plankton species is somewhat uneven due to differences in their abundance and to biological seasons. The continuity of distribution of species over their ranges results in a fair continuity of oceanic communities over large areas of the ocean.

In the simplest case, the water mass is a biotope of a single plankton community; at the same time it is a biotope of each species composing this community. There are, of course, species inhabiting two or three water masses (some are even cosmopolitan) entering into several communities simultaneously. The horizontal monotony of plankton communities is the result of the horizontal monotony of water masses.

The biotopes of pelagic communities are three-dimensional, movable, and can mix with other biotopes which is not the case on solid substrata. The plankton cannot migrate horizontally and the mixing of plankton communities is possible only in the case of mixing of the biotopes (water masses). In places where water masses mix the plankton communities mix, too. In zones of mixed water there is sometimes more plankton species than in each of the mixed water masses separately (Semina 1956).

[1]) In translating the terms into English I have followed the recommendations os Udvardy (1959).

The boundaries of plankton communities coincide with the boundaries of water masses. In definite cases these are the frontal surfaces. The coincidence of the boundaries of communities with hydrological fronts is amazingly close. One of the main features of hydrological fronts is their meandering. That is the cause of continual fluctuations of the boundaries of plankton communities about their average positions. The meanders isolate swirls of different diameter and depth which carry their plankton with them. The frontal surfaces separating the neighbouring communities are not plane but have a complicated form. Thus, at any depth the boundary between plankton communities is not a line but a band (ecotone) which has a certain structure.

Such boundaries as the Antarctic or the Sub-Antarctic Convergences have bands with mixed plankton 100—300 km wide; their structure chiefly depends on the meanders if any. North of the Sub-Antarctic Convergence the transition zone between the subantarctic and purely tropical regions is more wide since the tropical species appear very gradually as the water temperature increases (Beklemishev 1958). In other cases the structure of the mixed boundary zone may be more complicate.

For example, in the Kuroshio front area there is an additional factor affecting the water movements. Suda (1936) describes the transport of surface water by the monsoon across the zone of mixing of Kuroshio and Oyashio waters. Due to the monsoon this zone is about 650 km wide. The summer monsoon causes a north-westward movement of the upper layer of the Kuroshio water. The speed of this movement is about 4 cm/sec, approximately (Beklemishev & Semina 1956; Ponomareva & Beklemishev 1956). In the zone of mixing the eddies add also to the spreading of algae and animals over it. It is worthy to note that they carry not only the tropical species to the north but the boreal ones as far south as the secondary Kuroshio front acting against the summer monsoon. Besides these eddies, the tropical plankton penetrates into the zone of mixing of Kuroshio and Oyashio waters with the monsoon driven surface water only. Thus, paradoxically enough, in the mixing zone where the Kuroshio water is diluted by the subarctic water there are chiefly found the most warm water tropical species which are most abundant in the upper 25 m. The relatively cold water tropical species always living deeper than 25 m almost do not penetrate into the mixing zone (Heinrich 1958). In summer, in the zone of mixing the plankton becomes more boreal as the depth increases (Beklemishev & Burkov 1958). In winter 1959 during the north-western monsoon I found in the Kuroshio area an opposite distribution pattern.

The frontal zones are natural boundaries of pelagic biogeographical regions. Sometimes a biogeographical region coincides with one water structure. For example, in the Pacific the boreal region coincides with the sub-arctic structure, in the southern hemisphere the antarctic region coincides with the antarctic structure. In the tropics the plankton is more uniform than the waters: in the tropical biogeographical region there are several water structures. The faunistic and floristic differences between them are less marked than between each of them and, say, the boreal region.

From the point of view of ecology a water mass is a biotope, from the point of view of biogeography it is a region. Thus, everything said about the boundaries of plankton communities is also true in regard to the boundaries of pelagic biogeographical regions.

The transformation of water masses exerts a marked influence on plankton species. In description of the fate of plankton population living in the moving

and transforming water the notions "reproduction area" and "expatriation area" (Ekman 1953) are very usefull. So, the low-antarctic copepod *Rhincalanus gigas* has its reproduction area in the West Wind Drift and can not reproduce in the water mass of the East Wind Drift (Ommanney 1936). Though in the Bellingshausen Sea *Rh. gigas* is continuously carried into the East Wind Drift it can not populate this zone.

Each plankton species must have its reproduction area in a relatively closed circulation. In opposite case it will be scattered over the ocean and perish under unfavourable conditions. The plankton navigation, as described by Hardy, can resist such a scattering under certain conditions but many species do not migrate vertically (phytoplankton!).

The heterotopical species certainly have the reproduction areas in some vertical circulations (see Fraser's [1936] description of the life history of *E. superba*). Other species can live in horizontal circulations only (West Wind Drift, Central water masses, Western and Alaska Gyrals in the North Pacific etc.).

In the zones of mixing the community boundary splits into individual species boundaries. There is clearly seen that the species have different environmental requirements. The question arises what is the habitat of an individual species in the zone of mixing where the community biotope loses its individuality. At present this question can be answered only partly.

In the zone of mixing near California coast several boreal species live among which is a *Calanus* of the "*finmarchicus*" group, most probably *C. pacificus* Brodsky. In the boreal region this species lives in its southern part and avoids the dichotermal water. In the eastern part of the Pacific its reproduction area seemingly is in the Alaska Gyral. As observed during the winter cruise of "Vityaz" 1958—1959 near California coast *C. pacificus* was found as far south as 25° N in closing nets mainly if hauled from 100 to 50 m but sometimes even deeper. It is reported only at those stations were the TS-curves have a nearly horizontal "sub-arctic part" with a sharp salinity gradient and a weak temperature one between 75 and 250 m, approximately. The southern boundary of the *C. pacificus* range coincide here with the line where the "sub-arctic part" disappears from the TS-curves. Thus, in case of *C. pacificus* its habitat is characterized by a part of TS-curve which shows what becomes of the biotope of the boreal community in this peripheric part of the *C. pacificus* range. In some other cases such a clear dependence cannot be seen. It is very likely that in other types of mixed zones the individual species habitats have other structure of boundaries. Indeed, each plankton community has different kinds of boundaries in its different parts.

For example, the North Pacific Central fauna has a sharp north-western boundary in the secondary Kuroshio front where many species have their limit and only some of them cross this front and penetrate into the complicated mixing zone mentioned above; none of them cross the primary Kuroshio front. East of 160° E there is a new influx of the Oyashio water and the northern boundary of the tropical zone becomes indistinct. Here the mixing zone is not sharp either at its northern or at its southern boundaries and there is about 500—700 km between the most northern records of tropical species and the area where a purely tropical plankton is fully developed. Except in its southern part this wide latitudinal mixed zone ("Transition zone") is inhabited by both tropical and boreal animals. East of 150° W the Transition zone extends in an enormous fan of mixed water which carries a few tropical species as far as Kodiak Island and boreal ones to Baja California. The southern boundary of the Central fauna is a latitudinal front

again. Factors controlling the boundaries of a given species under so different conditions and the dependence of its distribution on the water masses distribution in different mixed areas are not studied well enough.

In other halistatic regions of the ocean the combination of minor communities and transformation areas is similar to their combination in the North Pacific. Such compound communities which always occur under the same environmental conditions and are always composed of the same combination of similar minor communities are termed architectonic complexes (Beklemischev 1928; du Rietz 1930).

In oceanic architectonic complexes different areas differ as well in the amount of life. More productive or less productive areas are disposed in them in a certain way. Besides these great differences, within each pelagic community there can occur temporary or local changes in the abundance of species. From the point of view of ecology there is a difference if the change in quantity affects, say, the large shoaling fish or the small zooplankton species which form the aspect of the community.

References

Беклемишев, В. Н., 1928: Организм и сообщество. Тр. Биол. Н.-И. Инст. при Пермск. Унив. **1**. 2—3.

(Beklemischev, W. N., 1928: Der Organismus und die Biocoenose. Tr. Inst. Rech. Biol. Univ. Perm **1**, 2—3. German summary.)

Беклемишев, К. В., 1958: Связь распределения фитопланктона Индийского сектора Антартики с гидрологическими условиями. Докл. АН СССР **119**, 4.

(Beklemishev, C. W., 1958: The dependence of the phytoplankton distribution upon the hydrological conditions in the Indian Sector of the Antarctic. C. R. Acad. Sci. USSR **119**, 4. In Russian.)

— и Сёмина, Г. И., 1956: О структуре биогеографической границы между бореальной и тропической областями в пелагиали северо-западной части Тихого океана. Докл. АН СССР **108**, 6.

(Beklemishev, C. W., & Semina, H. J., 1956: On the structure of the biogeographical boundary between the tropical and the boreal regions in pelagic regions of the Western North Pacific. C. R. Acad. Sci. USSR **108**, 6. In Russian.)

— и Бурков, В. А., 1958: Связь распределения планктона с распределением водных масс в зоне фронтов северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанол. **27**.

(Beklemishev, C. W., & Burkov, V. A., 1958: The dependence between the plankton distribution and the distribution of water masses in the frontal region in the North-Western Pacific. Tr. Inst. Oceanol. USSR **27**. In Russian.)

Гейнрих, А. К., 1958: Вертикальное распределение копепод в Куросио и способ их проникновения в зону смешения субтропических и субарктических вод. Докл. АН СССР **118**, 6.

(Heinrich, A. K., 1958: The vertical distribution of copepods in Kuroshio Current and the mode they penetrate into the zone of mixing of subtropical and subarctic waters. C. R. Acad. Sci. USSR **118**, 6. In Russian.)

Пономарева, Л. А., и Беклемишев, К. В., 1956: О зоопланктоне тропических вод и района фронтов в северо-западной части Тихого океана. Докл. АН СССР **109**, 4.

(Ponomareva, L. A., & Beklemishev, C. W., 1956: On the zooplankton of tropical waters and of the frontal region in the North-Western Pacific. C. R. Acad. Sci. USSR **109**, 4. In Russian.)

Сёмина, Г. И., 1956: Состав и распределение фитопланктона в северо-западной части Тихого океана весной и осенью 1955 г. Докл. АН СССР **110**, 3.

(Semina, H. J., 1956: Taxonomy and distribution of phytoplankton in the North-Western Pacific in spring and autumn 1955. C. R. Acad. Sci. USSR **110**, 3. In Russian.)

du Rietz, E., 1930: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. In: Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden **11**, 5, 293—480.

Ekman, S., 1953: Zoogeography of the Sea. Sidgwick & Jackson. London.
Fraser, F. C., 1936: On the development and distribution of the young stages of krill (Euphausia superba). Discovery Reps. **14**.
Ommanney, F. D., 1936: Rhincalanus gigas (Brady), a copepod of the southern macroplankton. Discovery Reps. **13**.
Suda, K., 1936: On the dissipation of energy in the density current (2nd paper). Geophys. magaz. Tokyo **10**.
Udvardy, M. F. D., 1959: Notes on the ecological concept of habitat, biotope, and niche. Ecology **40**, 4.

Dr. C. W. Beklemishev
Oceanological Institute,
Academy of Sciences, USSR
Moscow, Ul. Bachruschina 8

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	303—307

Larissa A. Ponomareva

THE EUPHAUSIID PLANKTON OF THE FAR-EASTERN SEAS AND THE NORTHWESTERN PACIFIC

Euphausiids (order Euphausiacea, fam. Bentheuphausiidae and Euphausiidae) are small crustaceans widely distributed in the whole World Ocean and most abundantly represented in the arctoboreal and antiboreal regions. They are the favorite food o tfhe plankton-feeding fishes and whales. In the Far-Eastern seas they serve as food to whales, herring, mackerel, Pacific salmon, saury, flying fish and many others. Owing to the important part played by the Euphausiids in world economics a knowledge of their biology and distribution in the seas of the Far-East is of great value to fishery investigations and can be used for the identification of water masses of different origin. Unfortunately these problems have all recently received but little attention.

The material collected by the o'/ship „Vitiaz" of the Institute of Oceanology, Academy of Sciences of the USSR, during its cruises 1949—1958, permits now to elucidate the distribution of Euphausiids in the northwestern part of the Pacific and especially in the Far-Eastern seas.

41 species of boreal and tropical species of Euphausiids were recorded in the region investigated. According to the later published data (Boden, Johnson and Brinton 1955) 50 species have been described for the whole North Pacific. Among the nine species which are lacking in our collections, five species of *Thysanoessa* are deep-sea forms of rare occurrence, two species are found in the eastern Pacific only and one species is encountered solely in the equatorial region.

Different water masses can be well characterised by distinct species of Euphausiids.

Seas that are most isolated from the ocean (Okhotsk sea, Japanese sea) have the smallest number of Euphausiid species (L. Ponomareva 1955, 1959).

The hydrologic regimen of the Okhotsk sea is very rigorous. In winter almost all the surface of the sea is covered by ice and the temperature in the upper water layers (0—150—200 m) drops below 0° C. In summer the temperature does not rise higher than 12° C. Four species of Euphausiids live in Okhotsk sea. Two of them — *Thysanoessa inermis* and *Th. raschii* — are arctoboreal. The latter seems to find here especially life conditions and occurs in great numbers. The two other species, *Th. longipes* and *Euphausia pacifica*, are boreal forms of pacific origin. They are carried into the southern part of the sea by the oceanic current which enters the sea through the Kurile straits and then divides into two branches, one flowing northwestwards and the other northeastwards. In the Bering sea, whose central part is widely open towards the ocean, the influence of oceanic waters is much more strongly expressed. Here to the four species mentioned above are added *Tessarobrachion oculatum* (endemic to the boreal zone of the Pacific) and the deep-sea *Bentheuphausia amblyops* of panoceanic distribution, but not known to occur, either in the Okhotsk or in the Japan sea. In the Bering sea as

in the Okhotsk sea the dominant forms are the arctoboreal *Th. inermis* and *Th. raschii*. In the southern part occur *Th. longipes* and *E. pacifica*, the latter becoming very scarce in winter, occasionally *Tessarobrachion oculatum* is carried in by currents.

The water masses of the south-western part of the Bering sea and those of the Comandore-Kamchatka region of the Pacific are quite similar as the straits which connect these regions are very wide and deep, thus allowing for a free exchange of water, without any important transformation, consequently the Euphausiid-fauna of these regions is homogeneous too, and characterized by a predominance of boreal species.

The Japan sea which is warmer than the seas mentioned above, has the same four species as the Okhotsk sea, namely *Th. inermis*, *Th. raschii*, *Th. longipes* and *E. pacifica*. The two first species are dominant in the northern part of the sea whereas the two other are most abundant in its central and southern parts where the temperature of the upper water layers is always above 0° C.

The hydrological regimen of the upper water layer (0—200 m) of the Japan sea is quite similar to that of the northwestern Pacific (approximately to longitude 35° N). This probably accounts for a predominance of *E. pacifica* in both regions. As to *Th. longipes* it is most abundant in the Japan sea. In the northwestern part of the Pacific two forms of *E. pacifica* are encountered — the common one and a smaller form without a spine on the third abdominal segment (PONOMAREVA 1958). Such a form of *Th. longipes* was described by BANNER (1949) and BODEN, JOHNSON and BRINTON (1955). We found it in the southern parts of the Bering and Japan seas. The absence of deep sea Euphausiids in the Japan sea seems to be determined by the hydrological regimen of its deep water layers, which differs from that of the adjoining parts of the ocean (M. VINOGRADOV 1959).

It may be assumed that the Euphausiid faune of these three Far-Eastern seas was formed on one hand by immigrants from arctic waters (*Th. inermis*, *Th. raschii*) and on the other by immigrants from the Pacific, such as *Th. longipes* and, especially, *E. pacifica*, the latter does not penetrate far northward and is most abundant in the region of the Kurile-Kamchatka trench.

In the East-China sea, twelve species of Euphausiids were found, among them one deep-sea species (*Bentheuphausia amblyops*) and two boreal — *Tessarobrachion oculatum* and *E. pacifica*. The nine others are widely distributed in subtropical and tropical waters of the World Ocean (BODEN, JOHNSON and BRINTON 1955). The neritic *Pseudeuphausia latifrons* is of particular interest, being the only tropical species that occurs in significant quantities. It inhabits the equatorial parts of the Pacific and Indian oceans, single individuals are encountered near the coasts of Japan and in the East China sea.

It is known, that in the nortwestern part of the Pacific subarctic waters (Kurile current) interact with subtropical waters (Kuroshio current) in the region of subarctic convergenic or polar front. Between subarctic and subtropical waters a transition zone is formed characterized by intermediate hydrologic features, the upper part of this zone of mixing is formed by transformed subtropical water, whereas the lower part consists of water of subarctic origin. The zone of mixing is a zone of activited dynamic processes related to the presence of currents and to an abrupt gradient of water temperature. Uppermost is a layer of subtropic water, and beneath it a layer of mixing with subarctic water, southward of lat. 35 —34° there still is an intermediate colder layer of low salinity (V. LEONTJEVA 1958).

In the zone of mixing 18 species of Euphausiids were recorded (fig. 1). The arctoboreal *Th. inermis* and *Th. raschii* are encountered now and again in the northern part of this zone, the boreal *E. pacifica*, *Th. longipes*, *Th. oculatum* are usually found in the 0—200 layer, but farther south they gradually descend into lower layers, and in the southern part of the zone of mixing occur only at 500 m and deeper. *Th. parva* and *Th. gregaria* are found within the whole zone of mixing. Toward its southern boundaries tropical species become dominant: *E. recurva*, E. *similis*, *E. tenera*, *Nematoscelis gracilis*, *N. microps*, *N. tenella*, *N. atlantica*, *N. difficilis*, *Stylocheiron carinatum*, *St. elongatum*, *St. affine*, *St. maximum* (Ponomareva 1958). Thus one species is characteristic of subarctic waters, three of boreal waters (their northern part), and thirteen of tropical waters. No endemic species were recorded in the zone of mixing, so it may be inferred that the local fauna has no endemics of its own.

The zone of mixing is followed by a zone of strictly tropical waters characterized by a regular decrease of temperature with depth. In the tropical waters dynamic processes are but feebly expressed. Owing to this homogeneity of hydrologic features the Euphausiids are very widely distributed so that it is impossible to differentiate zones inhabited only by certain species. 34 species in all are recorded in the tropical part of the region investigated.

Let us consider briefly the vertical distribution of the Euphausiids in the northwestern part of the Pacific.

It was possible to differentiate 18 species encountered in relatively great numbers and to delimit the layers of their most frequent occurence. Thirteen of them are

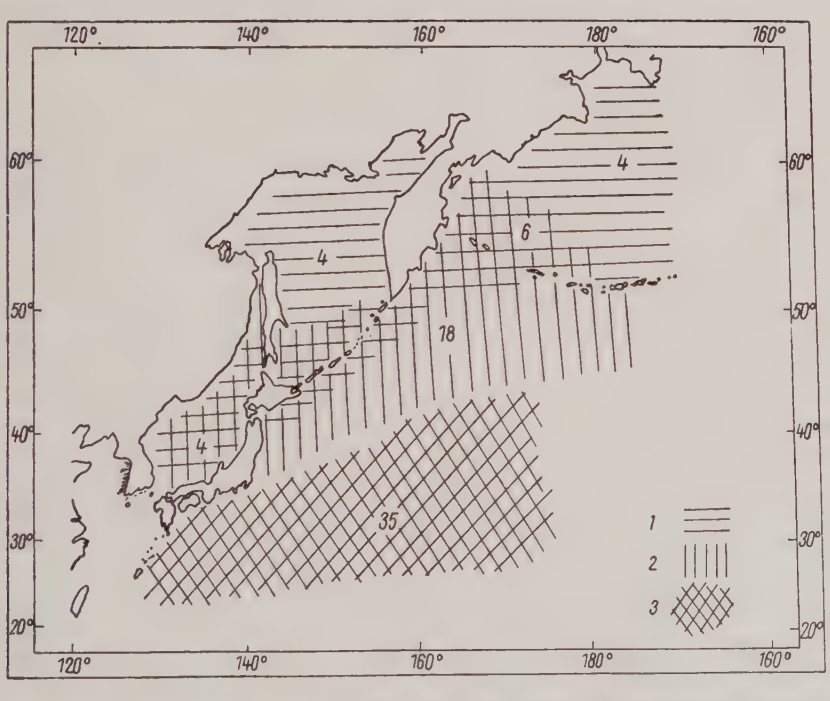


Fig. 1. Number of Euphausiid species in the Northwestern Pacific. 1 arctoboreal species; 2 boreal species; 3 tropical species.

predominant during daylight hours in the 200—500 m layer, and representative of the five others (all belonging to the same genus *Stylocheiron*) in the 100—200 m layer. Apparently owing to the absence of an intermediate cold layer and the more intensive warming up and illumination of the upper layers the optimum conditions of life are to be found in the daytime below 100 m. At great depths (500 m and more) the life conditions are uniform. Two species of Euphausiids were recorded at depths greater than 200 m. The lowest depth limit as yet is unknown. Most of the representatives of species living at great depths are armed with grasping thoracopods, thus it seems that carnivorous feeding habits are prevalent, which is to be expected at depths of 100—500 m.

Almost 50% of these species do not ascend to the surface even at night; they are never observed in the 0—25 layer. In the tropics the surface waters are warmed up to a temperature of 30° C and furthermore are somewhat freshened during the rainy season.

All the species collected by the ship "Vitiaz" may be divided into five groups according to their vertical distribution namely.

1. Species living at depths down to 200 m: *Pseudeuphausia latifrons* and *Stylocheiron microphthalma*

2. Species living at depths to 500 m: *Thysanopoda orientalis, Th. tricuspidata, Euphausia recurva, E. brevis, E. pacifica, E. similis, E. tenera, E. paragibba, E. gibboides, Thysanoessa parva, Th. gregaria, Th. spinifera, Nematoscelis tenella, N. flexipes, Stylocheiron carinatum, St. abbreviatum.*

3. Species encountered down to 1000 m: *E. mutica, E. hemigibba, Th. longipes, N. difficilis, N. atlantica.*

4. Species encountered down to 2000 m (and probably deeper): *Th. aequalis, Th. obtusifrons E. diomedae, E. pseudogibba, Tessarobrachion oculatum, N. gracilis, Nematobrachion sexspinosus S. suhmii, S. maximum.*

5. Stractly deep-water species which do not ascend above 500 m and occur at depths of the order of 5000 m: *Bentheuphausia amblyops, Th. cornuta.*

To the south of the zone of mixing the Euphausiid fauna rapidly becomes far more varied but its numerical strength, and, consequently, its biomass greatly diminishes. Species which appear in the zone of mixing in the Far-Eastern seas occur no more in the surface layers and disappear altogether near the southern boundaries of the zone of mixing.

The tropical Euphausiid fauna though very rich in numbers of species was found to be very poor quantitatively, like all the zooplankton in general in the region investigated. This is obviously determineted by a very low development of phytoplankton.

BOGOROV and BEKLEMISHEV (1955) have observed a sharp decrease of primary production in the waters of the Kuro-Shio and farther south (to the equator and in the equatorial waters) by 100—1000 times as compared with the boreal region.

During the vegetation period phytoplankton is one of the essential components of the food of the Euphausiids in the boreal region. In tropical waters (as shown by analyses of stomach contents) Euphausiids feed mainly on crustaceans, tintinnoids and nannoplancton algae, occuring all in small quantitie. It seems that too little phytoplankton is produced in tropical waters to sustain a considerable population of zooplankton. This is presumable the cause why no important aggregations are formed by Euphausiids in the tropical region, with the only exception of *Pseudeuphausia latifrons*, which inhabits the more productive littoral regions.

References

Богоров, В. Г., и Беклемишев, К. В., 1955. О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана. Доклады Академии Наук СССР т. **104**, № 2.

(Bogorov, B. G., and Beklemishev, C. W., 1955: On the production of phytoplankton in the Western North Pacific. C. R. Acad. Sci. USSR **104**, 1.)

Виноградов, М. Е., 1958. О зоопланктоне глубинных слоев Японского моря. Рукопись Института океанологии АН СССР.

(Vinogradov, M., 1958: About the zooplankton at the deep layers of Japanese Sea. Manusc. of Inst. of Oceanol.)

Леонтьева, В. В., 1958. Водные массы серево-западной части Тихого океана. Труды Института океанологии АН СССР, в печати.

(Leontjeva, W., 1958: The water masses of the Northwestern Pacific. Tr. Inst. of Oceanol. In press.)

Пономарева, Л. А., 1955. Питание и распределение эуфаузиид Японского моря. Зоологический журнал, т. **34**, № 1.

(Ponomareva, L., 1955: The nutrition and distribution of euphausiids from Japanese sea. Zool. magaz. **34**, 1.)

— 1958. Эуфаузииды северо-западной части Тихого океана. Труды Института океанологии, т. **51**, в печати.

(— 1958: The Euphausiacea from the Northwestern Pacific. Tr. Inst. of Oceanology **51**. In press.)

— 1959. Эуфаузииды Охотского и Берингова морей. Труды Института океаналогии, т. **30**.

(— 1959: The Ecology of the Euphausiids from Okhotsk sea and Bering sea. Tr. Inst. of Oceanology **30**.)

Banner, A., 1949: A taxonomic study of the Mysidacea and Euphausiacea of the North Pacific. Pt. 111. Trans. Roy. Soc. Canadian Inst. **28**, 58.

Boden, B., Johnson, M., and Brinton, E., 1955: The euphausiacea of the North Pacific. Bull. Scripps Inst. **6**, 8.

L. A. Ponomareva
Oceanological Institute,
Academy of Sciences, USSR
Moscow, Ul. Bachruschina 8

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	2	1960	309—313

Buchbesprechungen

Barnes, H.: Oceanography and Marine Biology. A Book of Techniques. With 110 fig., 218 p. Apparatus and Methods of Oceanography. Chemical. With 44 fig., 341 p. London: George Allen & Unwin Ltd. 1959. 35 + 40 s.

Auf diese beiden, sich ergänzenden Bände sei mit besonderer Betonung hingewiesen: Sie füllen eine wesentliche Lücke aus und dürften für jeden, der marin-biologisch tätig ist, eine einzigartige Hilfe sein zur Bewältigung der technischen Schwierigkeiten. „The physical oceanographer has problems enough to interest him and to tax his skill and ingenuity without referring them to the behaviour of living organisms within the fluid medium. The biologist may study the structure and physiology of the organisms with little knowledge of, or reference to, physical oceanography. However, in ecological problems ... many aspects of the subject meet, and it is usually unwise and may even be disastrous not to have at least a working knowledge of comtemporary activities in many fields." — Ausführlich werden im Band „Oceanography and Marine Biology" die Sammelmethoden für lebende Organismen behandelt (Plankton und Bodenfauna, unter Ausschluß der Fischereigeräte), wobei z. B. auch der „Continuous Plankton Recorder" für die synoptische Planktonuntersuchung beschrieben wird. Wichtig ist, daß auch jeweils auf die Grenzen der Instrumente und der Methodik eingegangen wird. Weitere Abschnitte betreffen Echolotungen, die Aufnahme von Unterwassergeräuschen, Analysen von Temperatur und Salzgehalt, Messung der Meeresströmungen. Von besonders aktuellem Interesse sind die Methoden der Unterwasserphotographie — mit neuesten Photos — und des Fernsehens. — Der chemische Band gibt für die einzelnen Komponenten die Apparate und die Auswertungsmethoden einschließlich der Umrechnungstabellen. — Dem Autor sei besonderer Dank für diese Zusammenstellungen!

H, Caspers

Borchert, H.: Ozeane Salzlagerstätten. Grundzüge der Entstehung und Metamorphose ozeaner Salzlagerstätten sowie des Gebirgsverhaltens von Salzgesteinsmassen. Mit 10 Tab., 31 Abb., 3 Taf. — Berlin-Nikolassee: Verlag Gebr. Borntraeger 1959. 237 S. 8°. Geb. DM 48,—.

Obgleich dieses Buch die Hydrobiologie nur am Rande betrifft, sei es doch hier empfehlend angezeigt, da es für das Verständnis des Lebens im Meer von Bedeutung ist und auch für hypersaline Binnensalzgebiete mit Nutzen heranzuziehen ist. Verfasser geht aus von den Voraussetzungen ozeaner Salzvorkommen; optimale Bedingungen werden durch die Abschnürung von Nebenmeeren geschaffen, sofern die Verknüpfung mit heißariden Zonen gegeben ist. Die Analyse dieser Verhältnisse wird im folgenden für die Salzdepots und ihre einstigen Meere vorgenommen, wobei z. B. die Beziehungen des elfjährigen Sonnenrhythmus und die absolute Zeitdauer des deutschen Zechsteins zur Behandlung kommen, mit Einschluß der Grundbedingungen für die Salzablagerungen dieses Meeres. Anschließend werden die komplizierten Metamorphose-Prozesse aufgezeigt. Salzseen in Steppenzonen mit SO_4-reichen Zuflüssen werden ungewöhnlich sulfatreich (Brackwasserbecken in der Umgebung des Kaspischen Meeres), wie überhaupt stärkere Sulfatanreicherung in Salzlösungen hauptsächlich charakteristisch für spezielle Typen der kontinentalen Salinarfacies ist. Für die Salzseen wird eine Typentabelle gegeben. Biologisch von speziellem Interesse sind die deszendenten Salzlagerstätten: durch Wiederauflösung älterer Salzlagerstätten gebildete Salzseen, die in aridem Klima zur Wiederausscheidung der herausgelösten Salze kommen (z. B. Tuz Göl, südlich Ankara). Der Hydrobiologe wird mit Nutzen neben den gedrängten, aber gründlichen Darstellungen des Buches das umfangreiche Literaturverzeichnis heranziehen.

H. Caspers

Lotze, Franz: Steinsalz und Kalisalze, I. Teil (Allgemeingeologischer Teil). Mit 37 Tabellen und 226 Textabb. 2., neubearbeitete Aufl. — Berlin-Nikolassee: Verlag Gebr. Borntraeger 1957. 466 S. 8°. Geb. DM 66,—.

Im Anschluß an das Werk von H. Borchert über die „Ozeanen Salzlagerstätten" sei auf dieses große Handbuch hingewiesen, das für den in salinen Gewässern arbeitenden Biologen eine Fülle wichtiger Hinweise und Unterlagen bietet. So wird gleich im ersten Abschnitt eine Übersicht über die natürlichen Salzlösungen gegeben, vom Regen-, Grund- und Quellwasser bis zum Meer, für welches die Zusammensetzung und Herkunft der Meeressalze zur ausführlichen Darstellung kommt. Die Analyse der Bedingungen für eine Salzabscheidung und ihre Hauptformen leitet dann über zu den umfangreichen Abschnitten über die Salzlagerstätten und die Salzbildungen in geologischer Vergangenheit. Für den Biologen wichtig ist die Gliederung der primären und sekundären Verwitterungssalze (Sulfatseen), der marginalen Salzabscheidungen aus Meerwasser (marine Salzseen, Salzpfannen, Salinen, Salzlagunen), der deszendenten Salzlagerstätten (z. B. der Baskuntschak-See) und der Mischsalzlagerstätten (Sodaseen, Totes Meer). — Der 2. Teil des Handbuches wird 1961 erscheinen. H. Caspers

Halstead, Bruce W.: Dangerous Marine Animals. With 86 fig. Cambridge, Maryland: Cornell Maritime Press 1959. 146 p. 8°. $ 4.00.

Die Kenntnis der Gefahren, die beim Kontakt mit Meerestieren auftreten können, ist heute, wo das Tauchschwimmen ein verbreiteter Sport ist, von besonderer Wichtigkeit. Das Buch von Halstead könnte dazu beitragen, vermeidbare Unfälle auszuschalten. Der Verfasser hat sich seit vielen Jahren mit den Fragen der Giftigkeit usw. von Meerestieren befaßt und kann so eine eingehende und umfassende Schilderung bieten, durch welche andererseits auch aufgebauschte „Erlebnis"-Berichte auf ihren Kern zurückgeführt werden. Unter den für den Menschen gefährlichen Raubtieren des Meeres waren natürlich die Haie besonders eingehend zu besprechen, wobei die wichtigsten Arten abgebildet werden. 50 bis 80 % der Angriffe sollen tödlich sein; „The suggested methods of banging rocks together, screaming, blowing bubbles, shouting, splashing, etc. ad infinitum, are of questionable value if the shark really means business. Certain noises are definitely known to attract sharks". Barracudas, Muränen, Seesäugetiere, *Tridacna* werden anschließend behandelt. — Umfangreich ist der Abschnitt über giftige Quallen, Korallen, Mollusken (*Conus*), Tintenfische, Polychaeten, Echinodermen, Rochen, Knochenfische, Seeschlangen. Es wird jeweils die Art der Verletzung und die Möglichkeit der medizinischen Behandlung dargestellt. — Der dritte Teil betrifft Meerestiere, deren Genuß giftig ist oder sein kann: Muscheln, Schildkröten und vor allem Fische, wobei die heute so verbreitete Ciguatera besonders aktuell ist. Die meisten der in Frage kommenden Speisefische werden abgebildet. Es wird darauf hingewiesen, daß die giftigen Fische nicht erkennbar sind, einige Möglichkeiten der Vorsicht werden genannt: Leber und andere innere Organe von tropischen Meeresfischen sollten niemals gegessen werden, man sollte auch vorsichtig sein beim Genuß von für ihre Art besonders großen Fischen. Wichtig ist auch der Hinweis, daß ein eßbarer Fisch in einer anderen Gegend giftig sein kann. H. Caspers

Koch, W.: Fischzucht. Lehrbuch für Züchter und Teichwirte. Mit 38 Fischbildern auf 11 Tafeln und 216 Abb. 3., neubearbeitete Aufl. Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey 1960. 330 S. 8°. Kart. DM 38,—; Lw. DM 42,—.

„Man kann es wohl als kleinen Erfolg buchen, daß mit dem Wiederaufleben der Fischzucht nach dem letzten Kriege auch unser ‚Lehrbuch der Fischzucht' einen lebhaften Absatz erlebte, der schon jetzt eine Neuauflage notwendig gemacht hat." Das Buch ist als Hilfs- und Handbuch vor allem für Klein- und Mittelbetriebe der Karpfen- und Forellenzucht gedacht. Es schildert die Technik der Fischzucht (Karpfen, Forellen und andere Salmoniden, Hecht und Zander, Krebse) und behandelt weiterhin Fragen der Bewirtschaftung fließender Gewässer, der Fischereischädigung

durch Mensch und Tier und Fischkrankheiten. Wie Verfasser hervorhebt, wurde die Zahl der Abbildungen vergrößert (viele sollten weiterhin noch ausgewechselt werden!), der Text weitgehend umgearbeitet (auch hier wäre eine weitere Überprüfung wünschenswert; der Begriff „Plankton" ist nicht auf die mikroskopisch kleinen Lebewesen beschränkt; die Angaben der Ministerien und Institute sind zum Teil überholt). H. Caspers

Kusnezow, S. I.: Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen. Aus dem Russischen von A. Pochmann. Mit 77 Abb. — Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften 1959. X/301 S. 8°. DM 36,—.

Der Übersetzer, Dr. A. Pochmann, hebt im Vorwort zur deutschen Ausgabe die Bedeutung dieses Buches hervor: „Die bakteriellen Stoffumsetzungen in Seegewässern sind Gegenstand zahlreicher Abhandlungen geworden, doch wird eigentlich erst dank der umfassenden Darstellung der primitiven Lebenstätigkeit im Seemilieu durch einen der namhaftesten Erforscher der bakteriellen Kreislaufprozesse in Gewässern die ganze in einem See und seinen Bodenablagerungen herrschende Bewegung klar. In diesem Buch ist vor allem auch eine Zusammenstellung der verstreuten und zum Teil schwer zugänglichen, insbesondere der in russischer Sprache und Schrift abgefaßten Literatur über die vielfältigen Abläufe in den Gewässern enthalten". — Die vorliegende deutsche Ausgabe wurde vom Autor revidiert und das Literaturverzeichnis auf den neuesten Stand gebracht. Es werden die limnologischen Grundbegriffe zur Kennzeichnung des Seemilieus, die Methoden der bakteriologischen Analyse des Wassers und der Schlammablagerungen und die räumliche Verteilung der Bakterien in Seen behandelt. Ein anschließender Abschnitt schildert die mit der Dynamik des Sauerstoffs im See verbundenen mikrobiologischen Prozesse; dann werden der Kreislauf des Kohlenstoffs, Stickstoffs, Schwefels und Eisens in Seen behandelt. „Die Anwendung radioaktiver Isotope bei der Bestimmung der Intensität mikrobiologischer Prozesse des Stoffkreislaufs in Seen" ist — vorerst — auf knapp drei Seiten beschränkt. Das abschließende Kapitel zeigt einige praktische Anwendungen der limnischen Mikrobiologie. — Es sei hervorgehoben, wie verdienstvoll es von einem Verlag ist, solche Publikationen den nicht russisch lesenden Wissenschaftlern zugänglich zu machen.

H. Caspers

Macan, T. T.: A Guide to Freshwater Invertebrate Animals. With 202 fig. London: Longmans, Green a. Co Ltd. 1959. 118 p. sh. 11/6.

Das Ziel dieses Naturführers in Taschenbuchformat ist es, dem interessierten Laien die Bestimmung der wirbellosen Süßwassertiere bis im allgemeinen zur Familie zu ermöglichen. Es ist dies eine weise Beschränkung (während ja sonst oftmals eine Überforderung des Buches und des Benutzers gegeben ist bei Weiterführung der Bestimmungstabellen, die dann doch nicht bei allen Gruppen gleichmäßig möglich ist). Daneben geben dann Abbildungen - glücklicherweise Zeichnungen! — Hinweise auf die wichtigsten Arten, wobei jeweils die Länge des Tieres — in Millimetern - mit angegeben ist (es erscheint manchmal nicht glücklich, daß verschieden große Tiere gleich groß abgebildet sind: s. *Planorbis carinatus*, 14 mm, und *Planorbis albus*, 7 mm). In manchen Fällen hätte bei den Abbildungen auch die Artangabe fehlen können, da dem Benutzer die Identifizierung der Art doch nicht möglich ist; bei den Mollusken ist natürlich vielfach die Artbestimmung nach der Abbildung möglich, doch z. B. bei *Sphaerium* und *Pisidium* sollte eine Artangabe bei der Abbildung besser unterbleiben. Warum fehlt bei den abgebildeten Mollusken *Planorbis corneus*? Die Mollusken-Nomenklatur ist nach Ellis (1926), was den Vergleich mit neuerer Literatur erschwert. Die Autorangabe bei den Arten ist nicht einheitlich. - Aber das sind Hinweise, die den Kreis der Benutzer, für welche das Exkursionsbuch bestimmt ist, nicht tangiert. Ist jemand an einer weiteren Einarbeitung interessiert, weisen ihm die Literaturangaben bei den einzelnen Gruppen den Weg. Sehr nützlich sind in dem Büchlein vor allem die Bestimmungsangaben für Insektenlarven. H. Caspers

Meinck, F., H. Stooff, H. Kohlschütter: Industrie-Abwässer. Mit 167 Abb. 3., verbesserte und erweiterte Auflage von Nr. 6 der „Schriftenreihe des Vereins für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin-Dahlem". — Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1960. XII/560 S. 8°. Ganzln. DM 58,—.

Mit dem Ausbau der Industrie kommt es in vielen Ländern mehr und mehr zu einer Wassernot. Soll hier Abhilfe geschaffen werden, muß der Industrie, den Wassertechnikern und den Hydrobiologen aber auch eine Anleitung vorliegen, wie die so vielfältigen industriellen Abwässer neutralisiert und beseitigt werden können. Diesen Zweck erfüllt das vorliegende Handbuch in vorzüglicher Weise. Daß die einzelnen Kapitel dabei knapp gehalten werden mußten, ist bei einem Gesamtumfang des Werkes von 560 Seiten selbstverständlich; jedem Kapitel ist aber ein Literaturverzeichnis beigegeben, das in- und ausländische Veröffentlichungen bis zum Jahre 1959 umfaßt. Für die biologische Beurteilung eines Gewässers sind Typenbilder der Saprobien-Stufen eingefügt. Es werden die verschiedenen Verfahren der Abwasserreinigung behandelt und dann die gewerblichen Abwässer nach Herkunft und Zusammensetzung beschrieben. Alphabetisch sind die für Pflanzen und Tiere giftigen Abwasserbestandteile aufgeführt; hier wäre eine ausführlichere Darstellung und Literaturbelegung wünschenswert, nur weisen die Verfasser selbst darauf hin, wie sporadisch und widersprechend oftmals die Angaben der Autoren sind (das 140 Nummern umfassende Literaturverzeichnis dieses Kapitels sollte die Titel der Arbeiten mit enthalten). Angefügt ist eine Tabelle der Einwohnergleichwerte industrieller Abwässer. — Die Ausstattung des Buches, einschließlich der reichhaltigen Illustrierung, ist erstklassig.

H. Caspers

Proceedings of the Eigth Pacific Science Congress of the Pacific Science Association 1953. Vol. III: Oceanography. Vol. III A: Oceanography and Zoology. Publ. by the National Research Council of the Philippines, 1957. 850 + 763 pp.

Auf diese beiden Bände sei deshalb in der „Revue" hingewiesen, weil sie die Beiträge verschiedener Symposien der Tagung 1953 auf den Philippinen enthalten:

Vol. III. Symposium on exploitation and utilization of products from the sea.
Symposium on marine provinces in the Indo-Pacific region.
Symposium on general circulation in the Pacific.
Vol. III A:
Symposium on pond fish culture.
Symposium on ecology of coral atolls.
Symposium on productivity in temperate and tropical waters.

Eine Durchsicht dieser Beiträge dürfte den neuesten Stand der marinen Forschung im Pazifik für die betreffenden Forschungsgebiete vermitteln. Im Symposium über die marinen Provinzen seien nur die Beiträge von W. A. Gosline (The Nature and Evolution of the Hawaiian Inshore Fish Fauna), A. W. B. Powell (Marine Provinces of the Indo-West Pacific), A. Fr. Bruun (An Outline of the Distribution of Pacific Deep-Sea Animals) und R. L. Bolin (Deep-Water Biological Provinces of the Indo-Pacific) genannt.

Im Symposium über Atoll-Ökologie stand u. a. die Frage der Rolle von Algen (M. S. Doty) zur Diskussion; R. W. Hiatt berichtete über "Factors Influencing the Distribution of Corals on the Reefs of Arno Atoll, Marshall Islands"; P. E. Cloud, Jr. brachte einen Fortschrittsbericht über "Nature and Origin of Atolls". Auf die 12 Beiträge zur Frage der Produktivität sei ferner besonders hingewiesen. — Der Band III A enthält ferner viele weitere zoologische Beiträge aus dem pazifischen Raum.

H. Caspers

Thienemann, A.: Erinnerungen und Tagebuchblätter eines Biologen. Ein Leben im Dienste der Limnologie. Mit 1 Bild und 1 Abb. — Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 1959. V/499 S. 8°. Ganzln. DM 48,—.

Die Lebenserinnerungen eines der großen Schöpfer der Limnologie — wir Jüngeren wußten lange von der Existenz des Manuskriptes, in den Monaten kurz nach Kriegsende geschrieben,

als eine Arbeit, die „die Sorgen des Tages vergessen ließ". Vervollständigt bis zum Jahre 1958 ist dieser Bericht über „ein Leben im Dienste der Limnologie" nun als umfangreicher Band von der Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung, dem „Hausverlag" der Plöner Anstalt, vorgelegt worden. — Das Buch liest sich reizvoll, ist neben den vielen persönlichen Erlebnissen und Begegnungen doch auch zu verfolgen, wie durch die Aufnahme neuer eigener Forschungsarbeiten eigentlich auch neue Teilgebiete der erst allmählich eine selbständige Wissenschaft werdenden Limnologie geschaffen wurden. Thienemann diskutiert selbst (S. 456), wie die Leistung des „Pioniers" einer Wissenschaft beurteilt werden sollte: sie erschiene naturgemäß meist in ganz besonders hellem Licht. „Schon weil es etwas ‚Neues' ist, was er erforscht hat — wobei man allerdings leicht übersieht, daß es oft ein glücklicher Zufall war, der ihm den Weg gewiesen hat. Dazu kommt, daß in dem bisher unbekannten oder kaum bekannten Neuland alles neu, oft ‚aufregend' neu ist, was man sieht oder greift. Er kann aus der Mannigfaltigkeit der neuen Tatsachen und Probleme wählen und eine ganz besondere Vielseitigkeit entwickeln. Er kann gleichsam eine ‚Razzia im Dickicht der Probleme' durchführen, ohne dabei schon zu roden." Diese Arbeit müsse dann erst getan werden, sie falle weniger ins Auge und würde daher in ihrer Bedeutung leicht unterschätzt. – Der Bericht schildert die Schüler- und Studienzeit, die Anfänge in Münster und dann in Plön, die Gründung der Internationalen Gesellschaft für theoretische und angewandte Limnologie, die Reihe der internationalen Kongresse; viele Seiten sind der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition gewidmet — um nur einige Etappen herauszugreifen. Die Schilderungen sind immer wieder verknüpft mit allgemeinen Erörterungen über die Grundlagen dieser Wissenschaft.

Das Literaturverzeichnis der Publikationen Thienemanns umfaßt 459 Nummern, darunter gewichtige Handbuchbeiträge und Bücher! — Der „Vater der Limnologie" hat viele Ehrungen erlebt, eine große Zahl von Schülern verdankt ihm ihre eigene wissenschaftliche Entfaltung. Dieses Buch der Erinnerungen ist ein Bericht über einen Lebensweg, der keiner Rechenschaft bedurfte — die Entfaltung der Limnologie, die Thienemann in so reichem Ausmaß mitgestalten und miterleben konnte, hat diesem Forscherleben die Krone selbst gegeben. H. Caspers

Elton, Charles S.: The Ecology of Invasion by Animalis and Plants. — London: Methuen & Co. Ltd., New York: John Wiley & Sons Inc. 1958, reprinted 1960. 181 pp. s 30,—.

Von diesem 1958 erschienenen Werk liegt ein Neudruck 1960 vor. Eine Besprechung in der „Revue" erscheint angebracht, da in dem Buch eine Fülle hydrobiologischer Beispiele aufgeführt ist, so *Anopheles*, *Spartina*, *Eriocheir*, *Myocastor*, *Gambusia*. Ein Abschnitt befaßt sich mit dem Wechsel mariner Faunen, z. B. der Rolle des Suezkanals, der Verschleppung der Seepocke *Elminius modestus*, den mit den Austernkulturen verbreiteten Arten, der Transplantation von *Nereis succinea* aus dem Schwarzen ins Kaspische Meer. So werden historisch-tiergeographische Fakten, dann die aktiven und passiven Verschleppungen dargestellt; für manche Abschnitte hätte man sich eine gründlichere Darstellung gewünscht, wie sie vielleicht für eine Neuauflage vorzuschlagen wäre. Vorteilhaft ist, daß für die einzelnen Arten Verbreitungskarten beigefügt sind. Die abschließenden Kapitel befassen sich mit dem Gleichgewicht der Populationen und Fragen des Naturschutzes. Das Schriftenverzeichnis, gegliedert für die einzelnen Kapitel, umfaßt 297 Nummern. H. Caspers

Galathea Report.: Scientific Results of the Danish Deep-Sea Expedition Round the World 1950-52. Issued by the Galathea Committee; executive editors: A. F. Bruun, Sv. Greve, R. Spärck. Copenhagen. Vol. I 1957—1959, Vol. 2 1956, Vol. 3 1959.

Im ersten Band des großen Expeditionswerkes gibt A. F. Bruun eine allgemeine Einführung in die „Reports" und eine Liste der ausgeführten Tiefsee-Stationen, die ferner in Karten dargestellt werden. Wichtig ist auch die Literaturliste über die Publikationen, die bis Ende 1958 gesamt oder zum Teil auf Ergebnissen dieser Expedition basieren. — Der Hauptzweck der Reise war das Studium der marinen Bodenfauna in großen Tiefen, also dem abyssalen und hadalen Bereich. Die ökologische Terminologie ist dem „Treatise on Marine Ecology and Paleoecology", vol. 1, 1957" (ed. J. Hedgpeth) angeschlossen. „When, sometime, the collections from the

Galathea Expedition have been worked up, and at the same time many more results have been published from other expeditions, a revision of the general picture of today will most certainly be needed". — Im gleichen Band bringen E. Steemann Nielsen und E. Aabye Jensen einen großen Beitrag über die primäre ozeanische Produktion, mit Beschreibung der Methoden. Die Ergebnisse werden mit denen Hentschels bei der Meteor-Expedition verglichen: „In all instances the same distribution is observed"! Die ozeanische Produktion weist ein deutliches Maximum kurz nördlich des Äquators auf. — T. Braarud berichtet über einen „Red water"-Organismus der Walfischbucht: *Gymnodinium galatheanum n. sp.* — Cl. E. Zobell und R. Y. Morita beschreiben die Tiefsee-Bakterien; diese sind vorwiegend aerobisch, einige aber auch anaerobisch. Der „standing crop" des ozeanischen Kohlenstoffes in den Zellen der lebenden Bakterien wurde mit 0,2 bis 2,0 mg/l Sediment bestimmt; im Jahr mögen 10 bis 100 „crops" von Bakteriengenerationen auftreten. — A. Kilerich schildert die bathymetrischen Verhältnisse des Philippinen-Grabens, wobei eine ganze Reihe von Querschnitten und Karten beigefügt sind. — Die weiteren Beiträge des 1. Bandes betreffen einzelne Tiergruppen: P. L. Kramp: *Stephanoscyphus* (Scyphozoa) R. H. Millar: Ascidiacea, E. Dahl: Amphipoda unter 6000 m Tiefe, Gr. E. Pickford: Vampyromorpha, R. R. Rofen: Cetomimidae, Barbourisiidae und Rondeletiidae.

Auch der 2. Band enthält systematische Beiträge: O. Carlgreen: Actiniaria unter 6000 m.— P. L. Kramp: Hydroiden unter 6000 m. — F. J. Madsen: *Primnoella krampi n. sp.* (Octocorallia) und Echinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea unter 6000 m. — B. Hansen: Holothurioidea unter 6000 m, B. Hansen & F. J. Madsen: über 2 bathypelagische Holothurien, T. Gislén: Crinoiden unter 6000 m, — J. B. Kirkegaard: Benthale Polychaeten unter 6000 m, über die Pogonophore *Galathealinum bruuni n. g. n. sp.* — und über Pogonophoren aus dem östlichen Pazifik, ferner über Tanaidaceen unter 6000 m. — T. Wolff: Isopoden unter 6000 m. — L. Fage: Picnogoniden. — W. Wzese: Einige frei lebende Nematoden.

In Band 3 ist die lange erwartete große Monographie von H. Lemcke & K. G. Wingstrand über die Anatomie von *Neopelina galatheae* aufgenommen; W. J. Schmidt bringt ergänzend eine Darstellung der Schalenstruktur. Die eingehende Schilderung dieser bedeutsamen Neuentdeckung, mit 169 Tafelabbildungen, ist für die allgemeine Zoologie von größter Bedeutung. Die bei *Neopelina* vorhandenen Metameren sind denen der Anneliden und Arthropoden ähnlich und erlauben die Annahme, daß alle drei Gruppen von gemeinsamen Vorfahren mit mehr oder weniger deutlicher Segmentierung abstammen. Die klassische Trennung der Mollusken in Amphineura und Conchifera kann nicht aufrechterhalten werden, denn *Neopilina* ist nach ihrem Nervensystem eine Amphineure, nach ihrem Exoskelet eine Conchifere. — Dem Band angefügt ist eine Studie von O. Munk über die Augen des Fisches *Ipnops murrayi* (Ordnung Iniomi, Fam. Sudidae); die vordem als Leuchtpunkte gedeuteten Kopforgane sind eindeutig Augen. H. Caspers

Keen, A. Myra: Sea Shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Lower California to Colombia. Stanford, California: Stanford University Press 1958. 626 p. 8°. Geb. $ 12.50.

„As it stands, the book forms a sort of progress report, a catalogue of the pertinent literature of the past two centuries on tropical West American mollusks and a census of most of the larger forms". — Es ist eine Freude, ein solches Buch zu referieren, das mit seiner Fülle von einfarbigen Abbildungen (606 Muscheln, 1037 Schnecken, 3 Tintenfische, 51 Amphineuren) und den 10 großartigen Farbtafeln eine „Gemüths- und Augenergötzung" ist. Die Beschreibungen durch eine vorzügliche Sachkennerin, die durchweg neuen Aufnahmen bzw. Zeichnungen der Stücke bieten dem Meeresbiologen, aber auch dem Liebhaber eine gediegene Grundlage und dürften der marinen Molluskenkunde manche neuen Freunde schaffen. Schade nur, daß der erfaßte Raum verhältnismäßig beschränkt ist; es wäre gut gewesen, für die einzelnen Arten ihre Gesamtverbreitung anzugeben. Ob eine Erweiterung des Werkes auf den gesamtpazifischen Raum einmal ins Auge gefaßt werden könnte? (Es wäre auch wünschenswert, um das in seinen Abbildungen völlig ungenügende Buch von Spencer W. Tinker „Pacific Sea Shells" zu ersetzen). — Die Veröffentlichung des Buches von Keen war in dieser großzügigen Form nur durch private Stiftungen ermöglicht worden — mögen manche diesem Beispiel folgen! Und die Besprechung dieses Buches soll auch ein Anlaß sein, einmal wieder auf die beschämende Tatsache hinzuweisen, daß wir für die Mittelmeerfauna nichts haben, was auch nur in bescheidenstem Umfange vergleichbar wäre!

H. Caspers

Moore, Hilary B.: Marine Ecology. New York: John Wiley & Sons, Inc. 1958. 439 p. 8°. Geb. $ 9.50.

Eine marine Ökologie zu schreiben, stellt eine schwierige Aufgabe dar, und so wurde das Erscheinen dieses Buches mit Spannung erwartet. Ökologie umfasst die Summe der Beziehungen zwischen den Organismen und ihrer Umgebung, wobei die Beziehungen zu anderen Organismen jeweils zu dieser Außenwelt gehören. Moore verwendet 108 Seiten, also etwa $^1/_4$ des Gesamtbuches, für die Besprechung der physikalischen und chemischen Umweltfaktoren. Weiter werden dann die „Habitats" — Abyssal, pelagischer Lebensraum und Küstengewässer — und der Boden des kontinentalen Schelfs behandelt. Die restlichen 200 Seiten beziehen sich auf die Organismen selbst. Vorangestellt ist eine Erörterung über Aut- und Synökologie: da die beiden Forschungszweige oftmals ohne Kontakt sind, schlägt der Verfasser eine „Integrale Ökologie" vor, eine problematische Wortneuschaffung, die keine neue Arbeitsrichtung ausdrückt: wenn zeitweise eine zu einseitige Bearbeitung nur nach aut- oder synökologischen Gesichtspunkten stattgefunden hat, so entspricht dies vornehmlich wohl der Forschungskapazität des einzelnen Wissenschaftlers, beide Arbeitsrichtungen stellen aber Wege dar zum Verständnis der Beziehungen zwischen Tier und Umwelt, und das oft diskutierte „Ecosystems" dürfte durchaus dem entsprechen, was Moore unter Intregalökologie verstehen will. Der Verfasser hebt hervor, die Tiergemeinschaft (community) „may be something more than the sum of its constituents", die Problematik der Abgrenzung solcher Gemeinschaften und ihrer Kennzeichnung im Möbiusschen Sinne wird aber nicht erörtert. Immerhin, es ist eine Menge Material zusammengetragen, und es sollte bei einer Besprechung nicht soviel hervorgehoben werden, was — nach Ansicht des jeweiligen Referenten — in einem Buch nicht oder nicht ausreichend berücksichtigt wäre als das, was man in diesem finden kann. Und vielleicht ist die marine Ökologie schon ein viel zu großes Arbeitsgebiet, auch bei so vielen noch ungenügenden Kenntnissen einzelner Biotope und ihrer Bewohner, daß man in einem solchen Buch nicht alles erwarten kann. Auf einen Punkt muß aber kritisch aufmerksam gemacht werden: der Verfasser gibt in der Einleitung an, daß für Gebiete, die durch gute neue Bücher behandelt sind, nur kurze Verweise notwendig waren (wobei auch auf das Werk „Treatise on marine ecology and palaeoecology I, ed. J. W. Hedgpeth, 1957, hingewiesen wird, das aber in dem Buch von Moore nicht mehr berücksichtigt werden konnte). Ist hierdurch bereits eine Ungleichmäßigkeit in der Behandlung der Abschnitte gegeben, so ist es noch bedenklicher, daß Moore in den spezieller behandelten Kapiteln nur die englisch-sprachige Literatur angibt: wie er schreibt, würde das Buch vermutlich vornehmlich von englisch sprechenden Studenten gelesen, „and unfortunately they are notoriously poor linguists". Auch bei der Textzusammenstellung hat man den Eindruck, daß so ziemlich ausschließlich englische Arbeiten eingesehen wurden. „Additional reading, based on the bibliography, will, then, undoubtedly meet the needs of the greatest numbers if it is mainly in English, at least when an alternative exists." Eine oftmals zu beobachtende einseitige Berücksichtigung der eigensprachigen Literatur basiert auf dem Unvermögen vieler Wissenschaftler, anderssprachige Publikationen zu verfolgen, aber man sollte dies nicht zum Prinzip machen! Und Moores „Marine Ecology" sollte mehr sein als ein nur auf „notoriously poor linguists" beschränktes Studentenbuch. - Als letztes wäre für eine Neuauflage eine kritischere Durchsicht zu empfehlen, auch um die vielen Druckfehler auszumerzen. H. Caspers

Voigt, Max: Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. I Textband m. 27 Textabb., II Tafelband m. 115 Tafeln. Berlin-Nikolassee: Verl. Gebr. Borntraeger 1957. 508 S. + 115 Taf. 8°. Geb. DM 70,—.

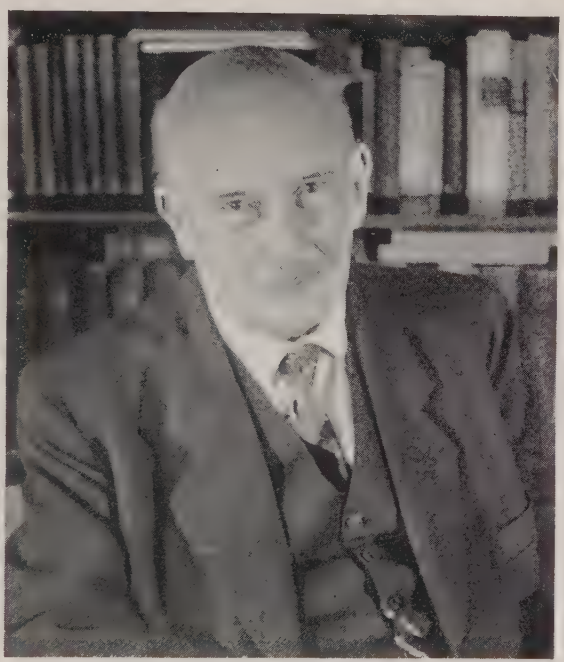
Es ist dankenswert, daß es der Gebr. Borntraeger-Verlag mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht hat, diese bedeutende Zusammenstellung aller in Mitteleuropa nachgewiesenen Rädertierarten herauszubringen. Voigt folgt der systematischen Anordnung der Rädertiere von Remane (in „Bronn"). Der Text enthält eine allgemeine morphologische und biologische Einleitung und dann die Bestimmungstabellen und Diagnosen der Arbeiten, wobei auch die Fundorte verzeichnet sind; eine Reihe noch nicht in Mitteleuropa nachgewiesener Arten ist aufgenommen, ein Anhang enthält Parasiten, Epiphyten und Epizoen der Rotatorien. Nützlich sind ferner das Schriftenverzeichnis, die Sach- und Namensregister (das Schriftenverzeichnis ist leider zum Teil ungeordnet und ungenau; aus den Angaben der Artenliste ist vielfach nicht klar

ersichtlich, in welcher Publikation die Erstbeschreibung zu finden ist.) Der Tafelband enthält die Tafeln in losen Blättern, wobei die Erläuterungen jeweils auf der Rückseite der vorhergehenden Tafel stehen (der Rezensent würde die Tafeln gebunden vorziehen, und am besten die Beschriftungen auf der gleichen Seite unter den Abbildungen); die Abbildungen der ganzen Tiere und der zur Bestimmung maßgebenden Einzelteile ist sehr gedrängt — aber das war wohl erforderlich, um das Werk überhaupt zu einem erschwinglichen Preis herauszubringen. Es wird für lange Zeit die Grundlage für alle weiteren Rädertierarbeiten sein. Bedauerlich nur, daß auch im Text manche Unklarheiten sind und eine ganze Reihe der Verbreitungsangaben zu überprüfen wäre (z. B. wird *Brachionus cluniorbicularis* — an anderer Stelle als *B. quadridentatus cluniorbicularis* angegeben — als in Mitteleuropa noch nicht nachgewiesen angeführt, vergl. jedoch Sachse in „Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands" und Rylov in „Binnengewässer"). H. Caspers

Gosline, William A. & Vernon E. Brock: Handbook of Hawaiian Fishes. Honolulu: University of Hawaii Press 1960. 372 pp. 8°. Geb. $ 11.00.

Dieses Bestimmungsbuch der interessanten Fischfauna der Hawaii-Inseln will sich vornehmlich in den Dienst der Fischerei stellen, um eine einwandfreie Determinierung – auch in Verbindung zu den einheimischen Namen — zu ermöglichen, um so die Basis für Fangstatistiken und gesetzgeberische Maßnahmen zu bieten. Es ist begrüßenswert, daß darüber hinaus die Tabellen sämtliche in Hawaii nachgewiesenen Fische enthalten, also auch solche ohne kommerzielle Bedeutung. Dadurch wird das Buch zur modernsten Grundlage für das wissenschaftliche Studium der Fischfauna dieses tiergeographisch zur Indo-westpazifischen Region gehörenden, jedoch mancherlei Sonderheiten und Endemismen aufweisenden Archipels. Ein ausführliches Literaturverzeichnis ist beigegeben. Für die eingeführten Süßwasserarten — viele ausgesetzte Fische sind nicht zur Entwicklung gekommen — wird der Bestimmungsschlüssel nur bis zur Familie durchgeführt; ferner ist ein Abschnitt über die rezenten marinen Aussetzungen beigegeben. Ein Einleitungskapitel befaßt sich mit der Ökologie und der Natur der endemischen Differenzierung. Die Hawaii-Fische haben allgemein eine jahreszeitlich beschränktere Laichperiode als die näher dem Äquator lebenden Arten, sie werden dabei vergleichsweise größer und zeigen eine Vermehrung der Flossenstrahlen. Erscheinungen, die in Verbindung zur Wassertemperatur zu setzen sind. Andere endemische Merkmale lassen dagegen keinen Selektionswert erkennen. Genauer werden noch die tiergeographischen Beziehungen behandelt. – Die Bestimmungsschlüssel und Diagnosen sind vorzüglich; für die meisten Fische werden Umrißzeichnungen gegeben, dem Titel gegenübergestellt sind 4 Farbphotos. — Dem Buch ist ein voller Erfolg zu wünschen, so daß bald eine Neuauflage erscheint, für welche dann vielleicht an eine Vermehrung der Farbabbildungen gedacht werden kann. H. Caspers

Int. Revue ges. Hydrobiol. | 45 | 3 | 1960 | 317—318



Prof. Dr. Dr. h. c. August Thienemann

PROF. DR. DR. h. c. AUGUST THIENEMANN

(geb. 7. September 1882 in Gotha, gest. 22. April 1960 in Plön)

Es wird kaum einen Limnologen geben auf dem ganzen Erdenrund, den die Nachricht, daß Professor THIENEMANN uns für immer verlassen hat, nicht tief berührt hätte. Denn mit THIENEMANN ist nicht nur ein mit glänzenden und ungewöhnlich vielseitigen Erfolgen gesegnetes Forscherleben erloschen; sein Tod hat unsere Wissenschaft um eine Führerpersönlichkeit beraubt, welche ihre Entwicklung ein halbes Jahrhundert lang bestimmt und zu dauerndem Aufstieg geleitet hat.

Es würde den Rahmen dieser Zeilen weit überschreiten, wenn ich der wissenschaftlichen Tätigkeit THIENEMANNS auch nur annähernd gerecht werden wollte. In seinem letzten Werk: „Erinnerungen und Tagebuchblätter eines Biologen" ist neben der Schilderung seines Lebensweges und wissenschaftlichen Werdeganges

auch ein vollständiges Verzeichnis seiner die imponierende Zahl von 459 erreichenden Veröffentlichungen enthalten. Die großen Ergebnisse dieses Lebenswerkes, die er zum größten Teil als Direktor der Hydrobiologischen Anstalt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft in Plön geschaffen hat, sind jedem Limnologen bekannt, und es seien hier nur die wichtigsten seiner Forschungsrichtungen angeführt: die Untersuchungen über den Sauerstoffgehalt der Seen und das daraus erwachsene System der Seentypen, die bahnbrechenden Forschungen über die Chironomiden, seine Untersuchungen an Coregonen, seine Verdienste um die Erforschung der tropischen Gewässer, sein großes Werk über die Tiergeographie der Binnengewässer, seine zahlreichen Veröffentlichungen und Vorträge, in denen er die Aufgabe der Limnologie als die Erforschung biozönotischer Ganzheiten definierte und schließlich seine warnenden Rufe zur Rettung der durch Besiedlungsdichte und Industrialisierung so bedrohten Seen und Flüsse. Von besonderer Bedeutung für den Fortschritt und die internationale Zusammenarbeit auf dem Gebiete der Limnologie erwies sich die von Thienemann (gemeinsam mit Naumann) 1922 gegründete, von ihm organisierte und durch fast zwei Jahrzehnte als Präsident geleitete Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, welcher er auch nach seinem Rücktritt der von allen hochgeschätzte Ehrenpräsident verblieb. Wenn sich die Limnologen der ganzen Welt um diese Vereinigung scharten, wenn deren Kongresse eine ständig zunehmende Besucherzahl aufwiesen und die Mitglieder über alle trennenden Schranken hinweg mit wahrhaft kollegialer Kameradschaft verbanden, so war dies vor allem der überragenden Persönlichkeit Thienemanns zu danken, seinem aufgeschlossenen Wesen, seiner warmherzigen Hilfsbereitschaft, Eigenschaften, welche der Schreiber dieser Zeilen in dem engen Kontakt einer einjährigen, nicht durch den geringsten Mißton gestörten Tropenexpedition kennen und lieben lernen durfte!

Franz Ruttner, Lunz.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	3	1960	319—326

O. J. Koblenz-Mishke

Academy of Sciences USSR
Institute of Oceanology

ON THE STUDY OF PRIMARY PRODUCTION IN THE SEA BY SOVIET SCIENTISTS[1])

Measurements of primary production in the sea where started in the USSR in 1935. Until 1957 the oxygen method alone was used; since then the carbon-14 method was used, too.

A systeme of determinations, was worked up by J. Sorokin, whereby a very small number of long-period stations is required to measure primary production in a water column under a unit of surface area. This scheme (Fig. 1) is based on the differentiation of two essential causes, that determins changes of primary production with depth: the uneven distribution of phytoplankton (Fig. 1c) and the decrease of radiant energy (Fig. 1b). Curves of the first type ("distribution-curves") are obtained by exposing samples from different water layers under

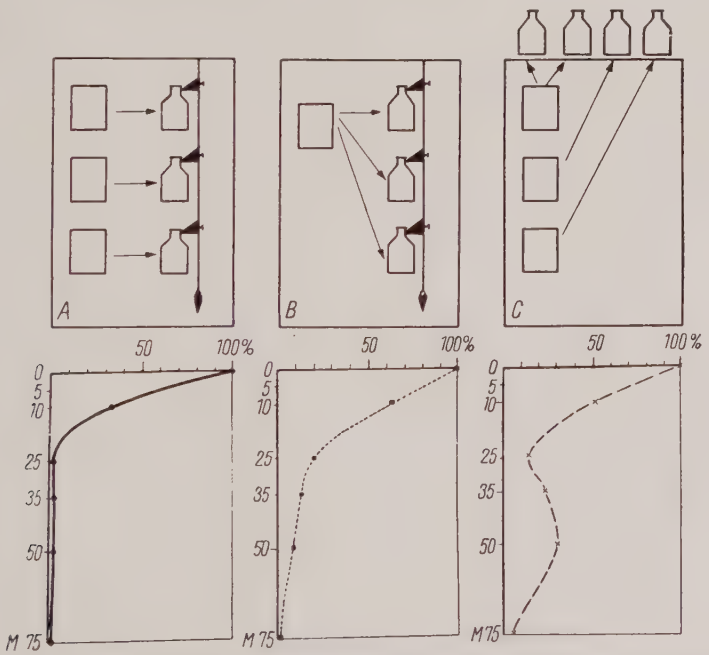


Fig. 1. The scheme of determination of production beneath an area of sea surface proposed by Sorokin.

[1]) Contribution to the International Oceanographic Congress (New York, Sept. 1959).

conditions of similar illumination. Curves of the second type (dependence-of-photosynthesis-on-light-curves) can be obtained in two ways: either by pouring surface water in several bottles and incubating them in the sea at different depths or by calculating the ratios of values obtained by simultaneous exposition on deck and in the sea of samples taken from several depths. The direct method is best suited for regions of low productivity, where concentrated plankton has to be used to obtain reliable results.

Curves of dependence-of-photosynthes-on-light (Fig. 1b) obtained in waters with similar optical characteristics differ very little from one another, so that curves made for a few separate long-period stations can be used for calculations on many near-by stations. In the future, with the accumulation of information on the relation of photosynthesis to radiant energy available to algae, optical measurements alone will be sufficient. This relation seems to vary greatly from one latitude to another. Thus on three curves obtained on three stations occuped by the "Vityas" off Hokkaido (spring 1957) and south of the Aleutian Islands (autumn 1958), maximum photosynthesis was observed at 40—70 cal per cm² per day (Fig. 2), whereas according to Ryther (Woods Hole, 1957) maximum photosynthesis corresponds to radiant energy of 100 cal per sm² per day.

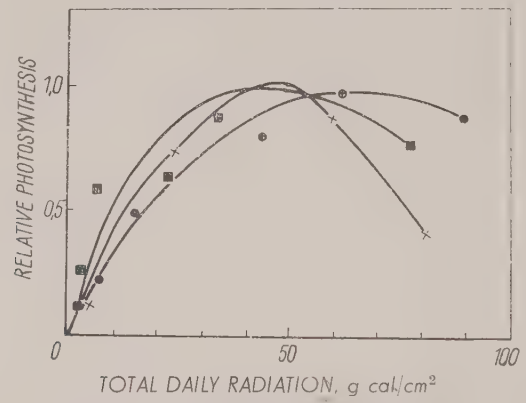


Fig. 2. Three dependence-of-photosynthesis-on-light curves obtained in experiments "in situ".

The distribution-curves (Fig. 1c) are more variable than the dependence-on-light-curves and have to be obtained separatedly for each station. Their shape depends primarily on the hydrologic structure of the water mass. Generally the main mass of phytoplankton concentrates over the density-discontinuity-layer, where it is either evenly distributed, or precipitated and spread in a thin layer just over the borderline of the density discontinuity. In the latter case sharp peaks appear on the distribution-curves. Analogous peaks occur at corresponding depths on curves of vertical turbidity distribution (Fig. 3).

If the layer of phytoplankton accumulation lies near the surface, it is here that the bulk of organic matter is produced. Consenquently this layer must be sampled in addition to the usual standart collections. The location of such layers may be ascertained by optical observations.

After both types of curves are obtained in the manner described above, it becomes possible to determine the vertical changes in summary production. To this purpose, the values are expressed as percentages of surface ones and the figures

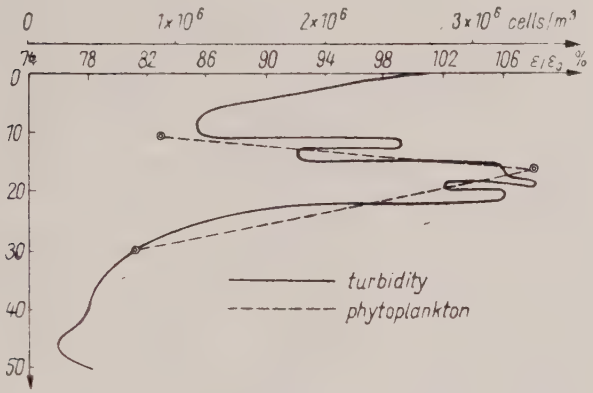


Fig. 3. Corellation between the number of phytoplankton cells and vertical variations of turbidity on a station off Hokkaido.

obtained for one and the same level are multiplied by one another. A third curve results, which, as has been shown by special experiments to coincides with a curve obtained on the same station from samples exposed "in situ" which reflects the relative changes of summary production with depth (Fig. 1a). Absolute values are computed from measurements in surface samples exposed during half a period of daylight in a aquarium with opaque walls mounted on deck.

Soviet scientists determine primary production both by the balance of nutrient salts and, for diurnal period, by the oxygen and carbon-14 methods. The present information deals only with the results of daily determinations. A list of expeditions, where such measurements were carried out is given below.

The results of measurements carried out by soviet investigators using the oxygen and radiocarbon methods are shown on Fig. 4[1]).

The next chart (Fig. 5) presents data obtained for the Pacific by Soviet authors, as well as available data of foreign invesigators. An additional chart (Fig. 6) is given, based on some 5500 measurements of oxygen saturation according to Fox in the surface water layer. From these data, arranged according to 10° squares, the highest values for each square were picked out, plotted on a chart and connected by isolines. This chart reflects the "peaks of production" independently of the season of their occurence or duration of the "bloom".

The values indicated on the production chart (Fig. 5) do not necessarely correspond to periods of maximum of phytoplankton development so that the charts (Fig. 5 and 6) are not exactly coinciding. Nevertheless they agree well with the generally accepted conception of the productivity of the ocean.

The tropical and temperate regions of the ocean may be divided into five parts according to their productivity.

Tropical region

1. The neritic zone encircles the land by a narrow band which does not extending beyond depths of some scores of meters. Here primary production reaches its highest values, up to 3000 mg per m³ per day C (Steemann Nielsen

[1]) As the data are not as yet fully worked out surface data only are given.

Author	Season and year	Region	Expedition	Method
Shirshov (1937)	Summer 1935	Kara sea Laptev sea	Krasin, Smidt's Kamp	O_2
Bogorov and Beklemishev (1955)	Autumn 1954	northwestern Pacific	Vityaz	O_2
Koblenz-Mishke (1957)	Spring 1955	northwestern Pacific	Vityaz	O_2
Beklemishev (unpublished)	Spring 1957	eastern Atlantic and Indian sector of the Antarctic	Ob	O_2
Sorokin and Koblenz-Mishke (1958)	Spring 1957	Japan sea and northwestern Pacific	Vityaz	O_2 and C^{14}
Koblenz-Mishke (unpublished)	Summer 1957	western Pacific	Vityaz	O_2 and C^{14}
Bogorov and Depyash (unpublished)	Autumn 1957 Winter 1958	central Pacific	Vityaz	C^{14}
Sorokin (unpublished)	Autumn 1957 Winter 1958	central Atlantic	Sedov	C^{14}
Koblenz-Mishke (unpublished)	Autumn 1958	eastern Pacific	Vityaz	C^{14}
Klyashtorin (in print)	Autumn 1958 Winter 1959	eastern Atlantic and Indian sector of the Antarctic	Ob	C^{14}

1957). This zone is not apparent on the charts and can be traced only on the oxygen-chart near the eastern coast of Australia, where the oversaturation of water with oxygen reaches 130 %.

2. The oceanic zone, extending over the vast spaces of the central Ocean is the least productive. Its production does not exceed some tenths of mg per m^3 per day C. On the oxygen-chart this zone is limited by the 105 % isooxygen.

Boreal region

3. The neritic zone of the boreal region is larger than in the tropics, since its extend is determined by the region of summer water-stratification, rather than by depth. Mass development of oceanic phytoplankton forms favored by stratification is frequently observed along its margins. In certain seasons the primary production reaches in this zone its highest level, amounting to hundreds of mg per m^3 per day C, up to 1 g per m^3. An oversaturation of the surface water with oxygen of some 120 % is not unfrequent, and values as hight as 200 % have been recorded.

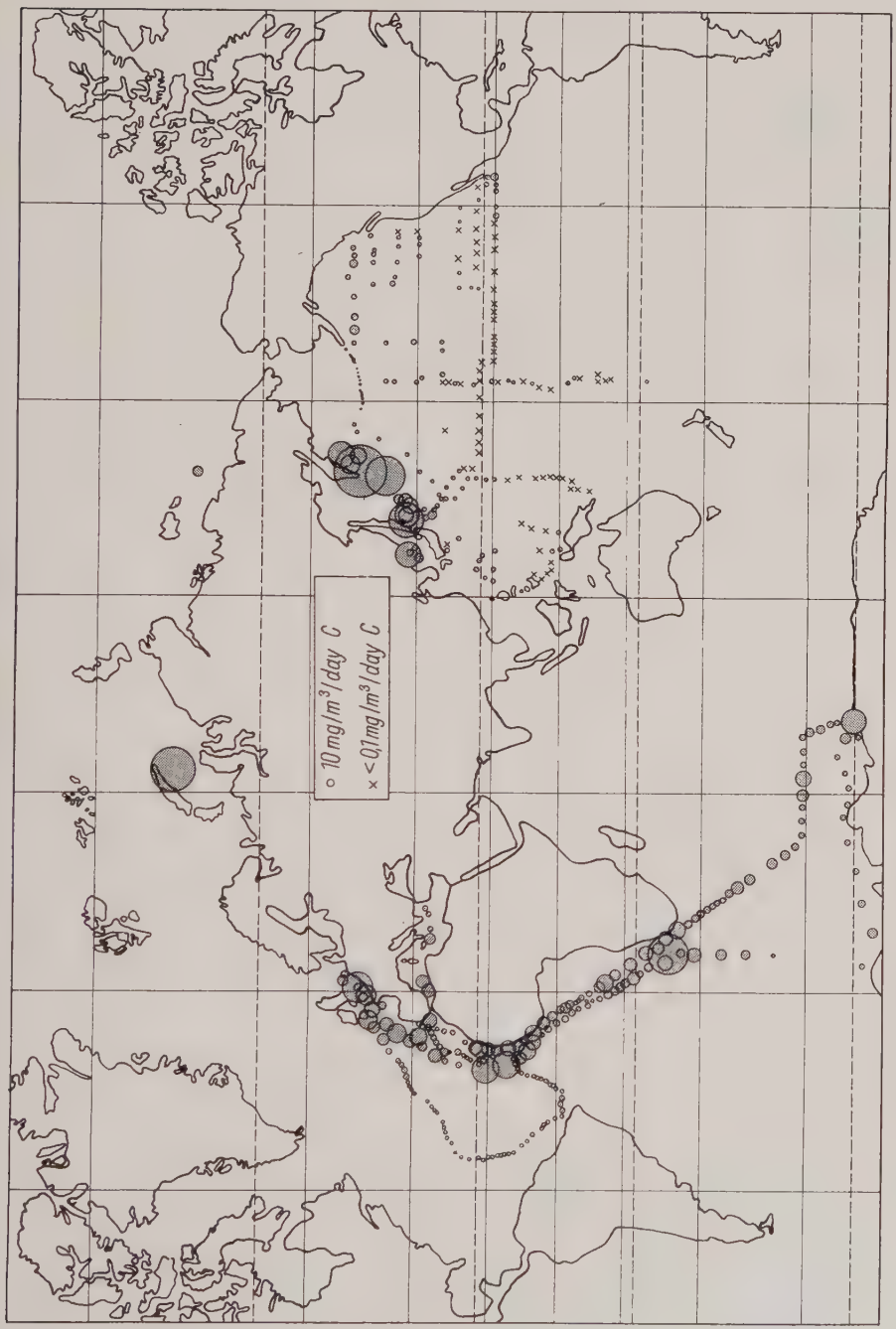


Fig. 4. Soviet investigations of surface production (areas of the circles are in proportion to the production).

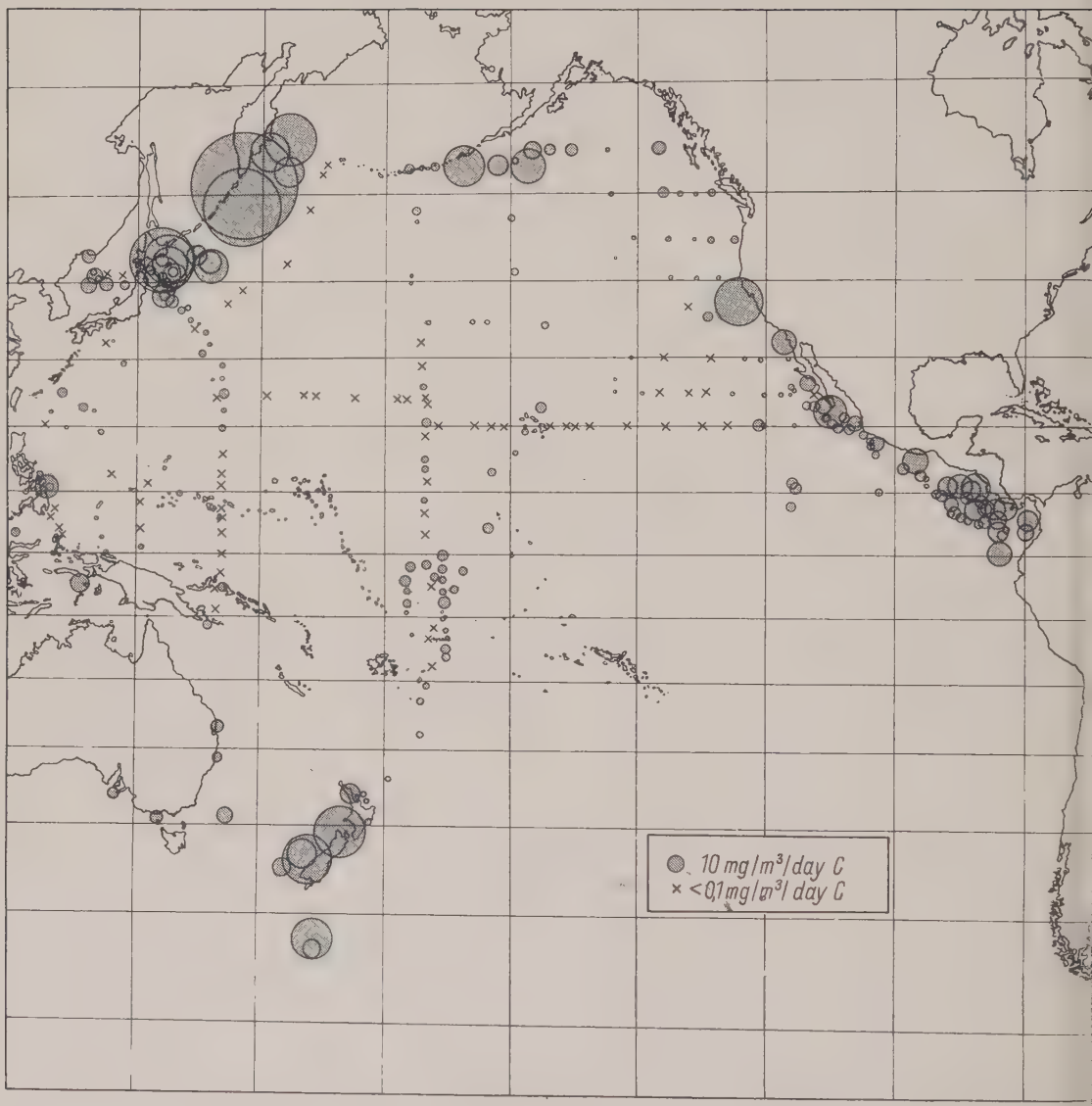


Fig. 5. Soviet and foreign investigations of surface production in the Pacific Ocean.

4. The oceanic zone has been relatively little studied. Information about the seasonal variations of its production is rather scanty. In the north-eastern part of the Pacific, at the end of 1958 the production in the surface layer varied from 3 to 10 mg per m^3 per day C. The highest oxygen-content varied from 105 to 120 %.

5. Regions of upwelling

Upwelling occurs both in the tropics and in the boreal region. It is caused by offshore winds, divergent currents and other dynamical processes. The diurnal production in these regions reaches about the same values as in the ozeanic zone of the boreal region.

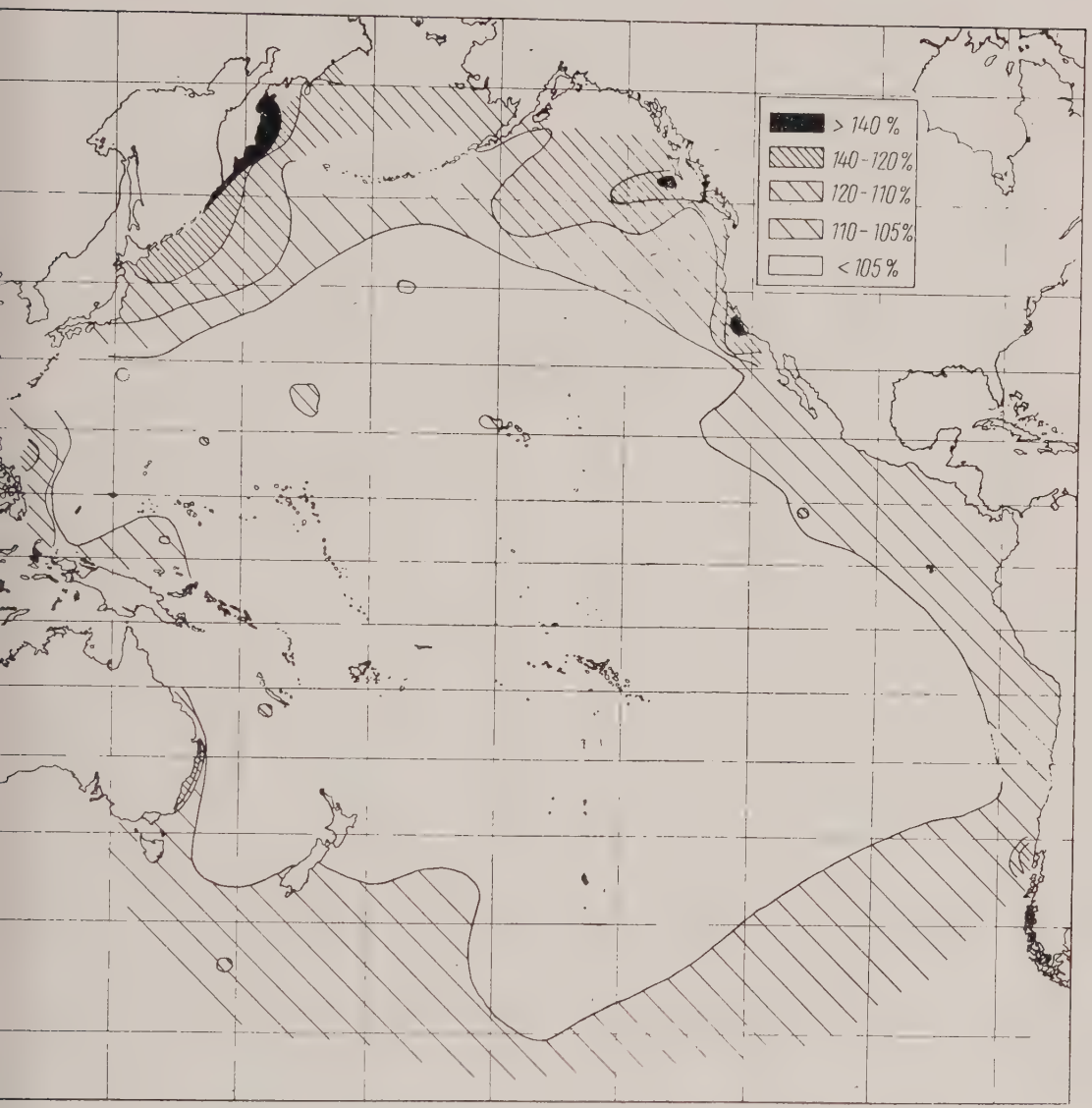


Fig. 6. Maximum saturation of surface water with dissolved oxygen (Pacific Ocean).

Regions of upwelling can be found on the oxygen-chart (Fig. 6) near the coasts of South and Central America, and on the production-chart (Fig. 5) to the west of Mexico. A slight increase of diurnal production, however without the oversaturation with oxygen, is observed in the region of equatorial divergence too.

Owing to the complex character of Soviet oceanic expeditions, it is possible to assess simultaneously of the primary production and the factors on which this production depends, such as the quantity of incident and available to algae solar energy, content of nutrients (N, P, Si) and hydrological factors.

References

Богоров, В. Г., и К. В. Беклемишев, 1955; О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана. ДАН т. **104**, № 1, 141.

(Bogorov, V. G., and Beklemishev, K. V., 1955: Phytoplankton Production in Northwestern Pacific. Doklady **104**, No 1, 141.)

Кобленц-Мишке, О. И., 1957: О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана весной 1955 г. ДАН т. **116**, № 6, 1029.

(Koblenz-Mishke, O. J., 1957: Phytoplankton Production in Northwestern Pacific in the Spring of 1955. Doklady **116**, No 6, 1029.)

Сорокин, Ю. И., 1956: О применении радиоактивного углерода C^{14} для изучения продуктивности водоемов. Труды Всесоюзного гидробиологического общества т. **7**, 271.

(Sorokin, J. I., 1956: The Use of Radioactive Carbon C^{14} for Measuring Production in Water Basins. Trans. of Hydrobiologicocal Soc. of the USSR **7**, 271.)

— и Кобленц-Мишке, О. И., 1958: Первичная продукция Японского моря и части Тихого океана, прилегающей к Японии, весной 1957 г. ДАН т. **122**, № 6, 1018.

(— and Koblenz-Mishke, O. J., 1958: Primary Production of Japan Sea and Part of Pacific Adjoing to Japan in the Spring of 1957. Doklady **122**, No 6, 1018.)

Ширшов, П. П., 1938: Опыт определения продуктивности Фитопланктона полярных морей по фотосинтезу. Научные результаты работ экспедиции на „Челюскине" и в лагере Шмидта т. **1**, 237.

(Shirshov, P. P., 1938: An Attempt in the Measuring of Phytoplankton Production in Polar Seas. Scientific Results of the expedition of "Cheluskin" and Shmidt's Kamp **1**, 237.)

Holmes, R. W., Schaefer, M. W., and Shimada, B. M., 1957: Primary Production, Chlorophyll and Zooplankton Volumes in the Tropical Pacific Ocean. Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Comission **2**, 129.

— 1958: Surface Chlorophyll "A", Surface Primary Production and Zooplankton Volumes in the Eastern Pacific Ocean. Rapp. et Proc.-verb. **144**, 109.

— 1958: Physical, Chemical and Biological Oceanographic Observations Obtained on Expedition Scope in the Eastern Tropical Pacific November-december 1956. United States Department on the Interior Fish and Widlife Service. Special Science Report Fisheries No **279**.

Jitts, H. R., 1956: Productivity Studies. Rapport technique de l'expedition Equapac (ORSOM III, Croi-ière 65 –4).

Ryther, J. H., and Yentsch, C. S., 1957: The estimation of Phytoplankton Productivity in the Ocean from Chlorophyll and Light Data. Limnology and Oceanography **2**, 281.

Steemann-Nielsen, E., and Jensen, E. A., 1957: Primary Oceanic Production. Galathea Report **I**, 49.

Dr. O. J. Koblenz-Mishke
Institute of Oceanology
Academy of Sciences
USSR
Moscow
Ul. Bachruschina 8

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	3	1960	327—338

Siegfried Schwarz

Hydrobiologische Abteilung der Biologischen Forschungsanstalt Hiddensee
und Bezirks-Hygiene-Institut Greifswald

HYDROGRAPHISCH-METEOROLOGISCHE UND BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN IN DEN BRACKGEWÄSSERN UM HIDDENSEE

Inhaltsverzeichnis

Der jahreszeitliche Temperaturverlauf in Bodden und Ostsee 332
Der Salzgehalt 333
Die Verknüpfung der hydrographisch-meteorologischen und biologischen Daten 336
Zusammenfassung 338
Literatur 338

In den dreijährigen Untersuchungen des Zooplanktons (1953 bis 1955) der Rügenschen und Hiddenseer Boddengebiete traten immer wieder Störungen in den Entwicklungen der endogenen Populationen durch Überlagerungen mit Faunenelementen aus den salzarmen Oberflächenschichten oder den salzreicheren Tiefenbezirken der Belt- und Arkonasee auf.

Durch Paralleluntersuchungen im Küstengebiet auf Stationen mit Tiefen bis zu 20 m wurden die einzelnen Arten lokalisiert und ihre Bindungen an bestimmte Salz- und Temperaturwerte festgestellt. Es zeigte sich, daß Oberflächenformen der Ostsee bis zum Jasmunder Bodden zu finden waren, Tiefenformen in den kalten Jahreszeiten bis in den Breeger Bodden vordrangen (Abb. 1 und 2).

Ihr schnelles Verschwinden in den nachfolgenden Fängen deutete auf Eintransport und Absterben in den salzärmeren, getrübten und temperaturmäßig sehr labilen Bodden hin. Der weite Einfluß der Ostsee ist für diese flachen Gewässer eine erstaunliche Tatsache, da sich der Wasseraustausch lediglich durch die im Südteil stark eingeengte Rinne des Libben vollzieht (Abb. 2).

Es lag auf der Hand, die Salzgehalte, Strömungsverhältnisse und biologischen Beobachtungen in Abhängigkeit von den meteorologischen Daten zu untersuchen und die lokale Situation der Bodden in die hydrographischen Abläufe der Ostsee einzubauen.

Das Institut für Strahlungsquellen, Außenstelle Hiddensee, der Deutschen Akademie der Wissenschaften stellte die hydrographischen Daten zur Verfügung, die biologischen Arbeiten wurden in der Biologischen Forschungsanstalt durchgeführt.

Die Lage des Inselkomplexes Rügen/Hiddensee in der südlichen Arkonasee, das weite Vorspringen der Küsten nach Norden in Verbindung mit den überwiegenden Ost- und Westwinden trägt wesentlich zu den unruhigen hydrographischen Verhältnissen bei. Die 10-m-Tiefenlinie geht bis auf 400 m an die Nordküste Hiddensees heran, die 20-m-Tiefenlinie liegt 9 km nördlich bzw. nordöstlich. Die Darßer Schwelle, die letzte Barriere für das Tiefenwasser der Beltsee, erstreckt sich 60 km

Abb. 1. Karte des gesamten Untersuchungsgebietes mit Stationen.

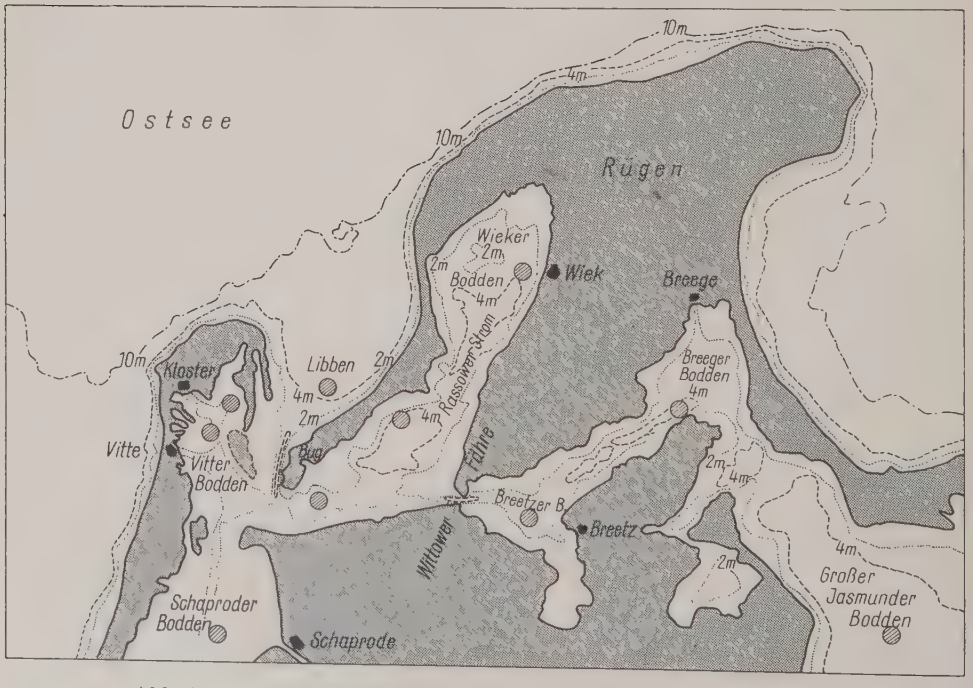


Abb. 2. Karte der Rügenschen und Hiddenseer Bodden mit Stationen.

westlich, der Nordwestausläufer der Kadettrinne, die die Schwelle bis auf 31 m eintieft, 55 km westlich.

Durch die Forschungen der letzten Jahre, besonders die des Instituts für Meereskunde in Kiel, sind die Ein- und Ausstromverhältnisse der Ostsee gut bekannt. Die Kontinuität des Einstroms salzreichen Tiefenwassers, neuerlich durch Beobachtungen mit in situ arbeitenden Geräten in Zweifel gezogen, kann, wie WATTENBERG, WEIDEMANN und WYRTKI gezeigt haben, durch besondere meteorologische und hydrographische Lagen aufgehoben werden. Andererseits können Salzeinbrüche wie der im November 1951 zu bleibender Erhöhung des Gesamtsalzgehaltes führen (WYRTKI). Dank der Lage des Untersuchungsgebietes zum Durchzugsgebiet wird die Verringerung der salzarmen Deckschicht des westwärts fließenden Oberflächenwassers der südlichen Arkonasee bei verstärktem Eintransport von Tiefenwasser noch an der Rügenschen Küste spürbar.

In den ungestörten Gebieten der freien See weist auch die Arkonasee einen jährlichen Gang des Salzgehaltes an der Oberfläche auf. Im Mittel liegt der Durchschnittswert an der Küste des Gebietes bei $8^0/_{00}$, der der Darßer Schwelle bei $10^0/_{00}$. Durch die vermehrten Flußwasserzufuhren im Frühjahr und Sommer verlagern sich die Isohalinen westlich, die $8^0/_{00}$-Linie bis zur Darßer Schwelle, die $10^0/_{00}$-Linie in die Mecklenburger Bucht. Der Zustrom hält bis zum Hochsommer an, da die nördlichen Einzugsgebiete entsprechend ihrer geographischen Breite bis weit in den Sommer hinein Hochwasserperioden besitzen.

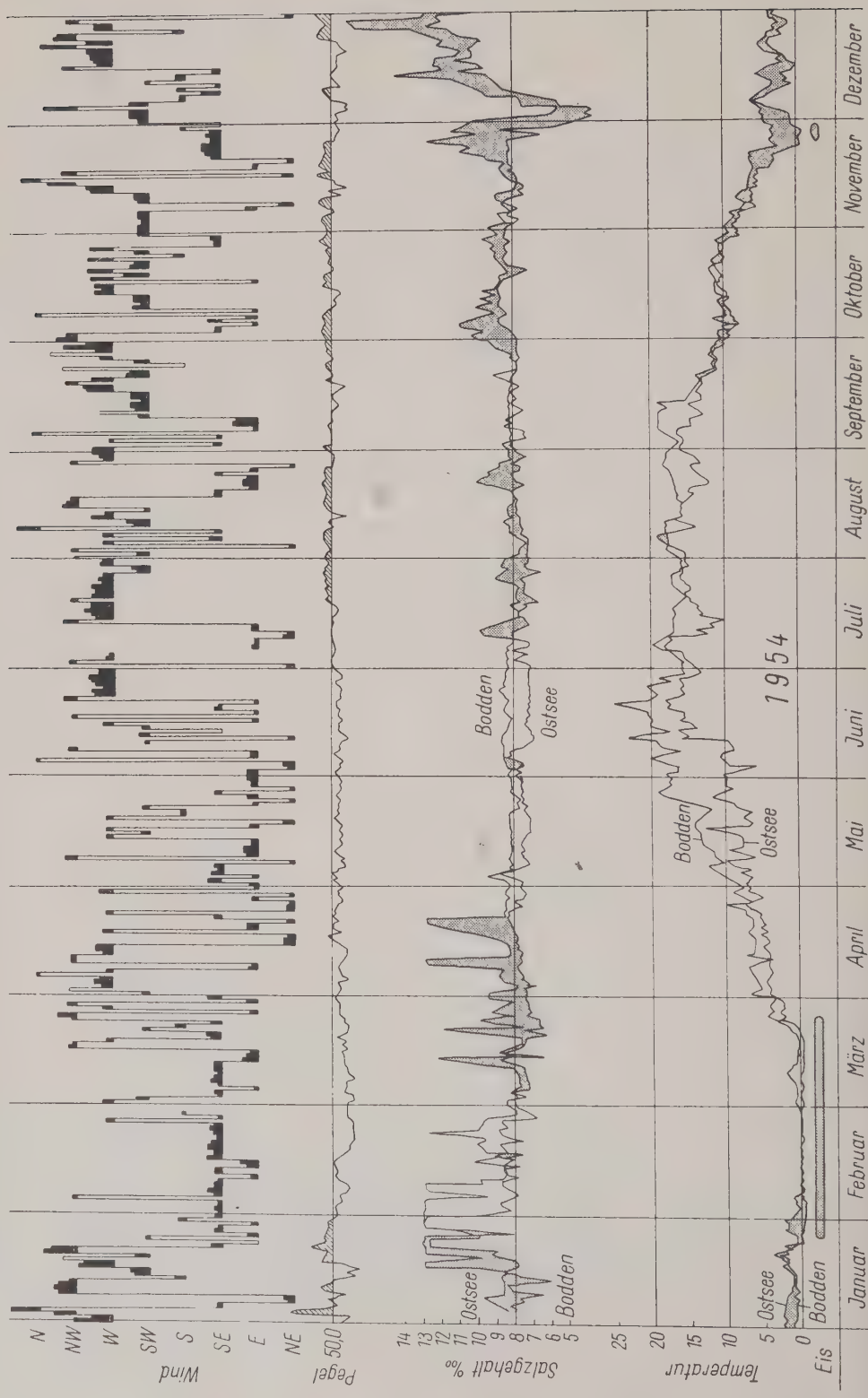
An der Westküste Hiddensees sinkt bei schwächerem Ost der Salzgehalt im letzten Drittel des April 1954 unter $8^0/_{00}$, der Boddenwert von Kloster bleibt konstant über $8^0{}_{00}$ (meteorologische Karte I, Zwischenräume weiß). Erst ab Mitte September überschreitet er wieder den Mittelwert (die starken Anstiege im Juli bis August sind als Störungen nicht berücksichtigt).

1955 setzt der Rückgang infolge der Westwindperioden etwas später ein (meteorologische Karte II). Die Differenz zwischen den Außen- und Innenwerten ist gegenüber 1954 gering, sie ist bedingt durch die Wasserstandsschwankungen, da mit überhöhtem Pegel Außenwasser eindringt.

Die meteorologischen Karten I und II geben die Tageswerte. Die Gruppierung der Windrichtung erfolgte nach graphischen Belangen in abgeänderter Folge, die Windstärke selbst ist durch die Balkenlänge gegeben.

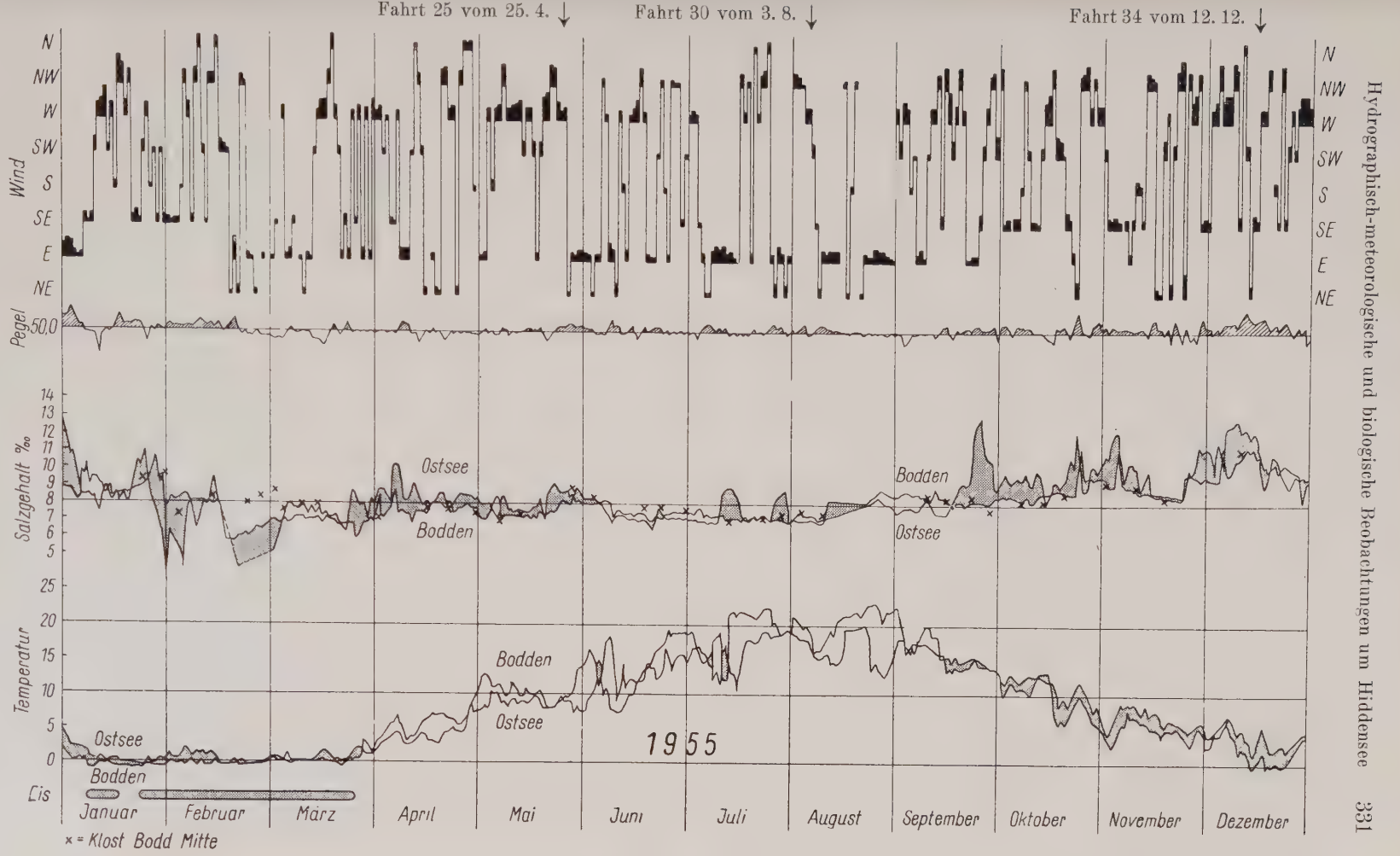
Der Pegel wurde im Hafen von Kloster/Hiddensee abgelesen. In den Jahren 1954/55 bleibt er bis Juni Juli unter dem Normalstand. Diese Beobachtung steht in Einklang mit denen der Fischer aus früheren Jahren. Die Salzgehalts- und Temperaturkurven der Westküste (Strand Höhe Kloster) und Hafen Kloster (Boddenküste) sind so eingetragen, daß bei höherliegenden Außenwerten die Differenzen schwarz gehalten sind. Die Angaben über Eisbedeckung beziehen sich auf den Bodden. Nach WYRTKI drücken die meteorologischen Geschehnisse den hydrographischen ihr Gepräge auf, ohne jedoch alleinbestimmend für die Intensität des Wasseraustauschs zu sein.

Für die Südküste der Arkonasee gilt die Regel, daß bei Westwind nach anfänglichem Fallen des Pegelstandes durch Abdrift des Oberflächenwassers der Gesamtwasserstand der Ostsee steigt. Bei Winden um Ost tritt der umgekehrte Fall ein. Nach anfänglichem Stau in der Belt- und Arkonasee erniedrigt sich der Spiegel durch verstärkten Abfluß in Kattegat und Skagerrak. In besonderen Fällen können Eigenschwingungen der Ostsee die Pegelbewegungen überlagern. Die Veränderungen der thermischen und der Salzschichtungen haben kompliziertere Abläufe. Anhaltende starke Weststürme können zu beträchtlichem Einstrom von Beltseewasser führen, Ostwinde umgekehrt zum verstärkten Ausstrom von Ober-



Meteorologische Karte I. Meteorologisch-hydrographische Werte 1954.

Meteorologische Karte II. Meteorologisch-hydrographische Werte 1955.



flächenwasser, wobei jeweils der Unterstrom bzw. der Oberstrom größere Mächtigkeit erlangt. Einseitige Stromlagen sind selten, sie liegen hauptsächlich bei Winden um Westnordwest. Die Westwinde übertreffen an Häufigkeit und Stärke alle anderen (Abb. 3).

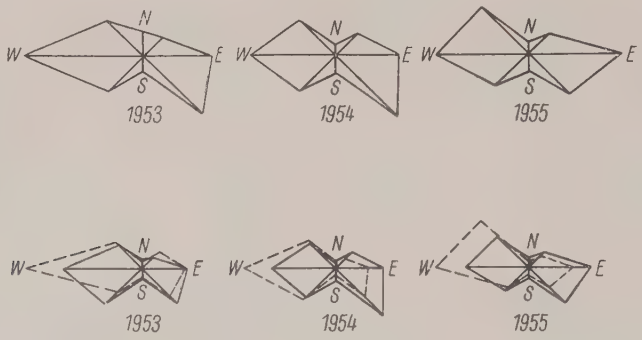


Abb. 3. Windrichtung und Stärke (gestrichelt) 1953 bis 1955 von Kloster/Hiddensee.

Für die lokalen Situationen des Küstengebietes besitzt der Wind maßgeblichen Einfluß auf die Schichtungsverhältnisse. Die ablandigen Winde, für das westliche Rügen und Hiddensee Ost, Südost und Süd, drücken das Oberflächenwasser in die See, wobei Tiefenwasser nachgezogen wird, das sich bei der ausgeprägten thermohalinen Schichtung der Ostsee fast immer vom Oberflächenwasser unterscheidet. Anlandige Winde führen Oberflächenwasser heran und drängen das Tiefenwasser ab.

DER JAHRESZEITLICHE TEMPERATURVERLAUF IN BODDEN UND OSTSEE

Die Wassertemperatur in den Bodden steigt nach Eisrückgang sofort über die der Ostsee und erreicht dank der geringen Tiefen hohe Maxima (bis 25° C). Die Wärmekapazität der Ostsee macht sich erst ab Mitte September im Überschneiden beider Kurven bemerkbar (meteorologische Karten I und II). Die thermischen Veränderungen sind in den verschiedenen Jahreszeiten jedoch nicht gleich. Im Frühjahr und Sommer stellt sich im Untersuchungsgebiet der Ostsee eine ausgeprägte thermohaline Schichtung ein. Ablandige Winde ziehen im Sommer kaltes, im Winter wärmeres Tiefenwasser hoch. In den Übergangsperioden wird durch Fortfall der thermischen Komponente die Stabilität der Schichtung verringert. In flachen Gewässern macht sich der Windeinfluß durch gesteigerte Konvektion bemerkbar.

Von Mai bis Mitte Juni 1954 bestimmen die ablandigen Winde die Wassertemperaturen an der Westküste und halten sie im Mittel bei 10° C. Schon eintägige Westwinde lassen die Werte steil ansteigen infolge des Abtransports des oberflächlich stark erwärmten Wassers der freien See (14. bis 16. Mai). 1955 ist noch im August kaltes Tiefenwasser anzutreffen, jedoch nicht mehr vom 6. bis 9. September bei Windstärken von 2 bis 4. Dagegen sinkt vom 5. bis 9. September 1954 die Temperatur auf 12,5° C ab. Im September kann in diesem Küstenbereich Isothermie der Wasserschichten angenommen werden. Temperaturanstiege sind noch vom 20. bis 30. November und 6. bis 15. Dezember 1954 und im November 1955 bei ablandigen Winden festzustellen.

DER SALZGEHALT

Die Koppelung des Salzgehaltes an die Wind- und Temperaturverhältnisse ist unverkennbar. Bei Schichtenbildungen gibt der Salzgehalt den Ausschlag. Die höheren Salzwerte sind im Sommer an die niedrigeren, im Winter an die höheren

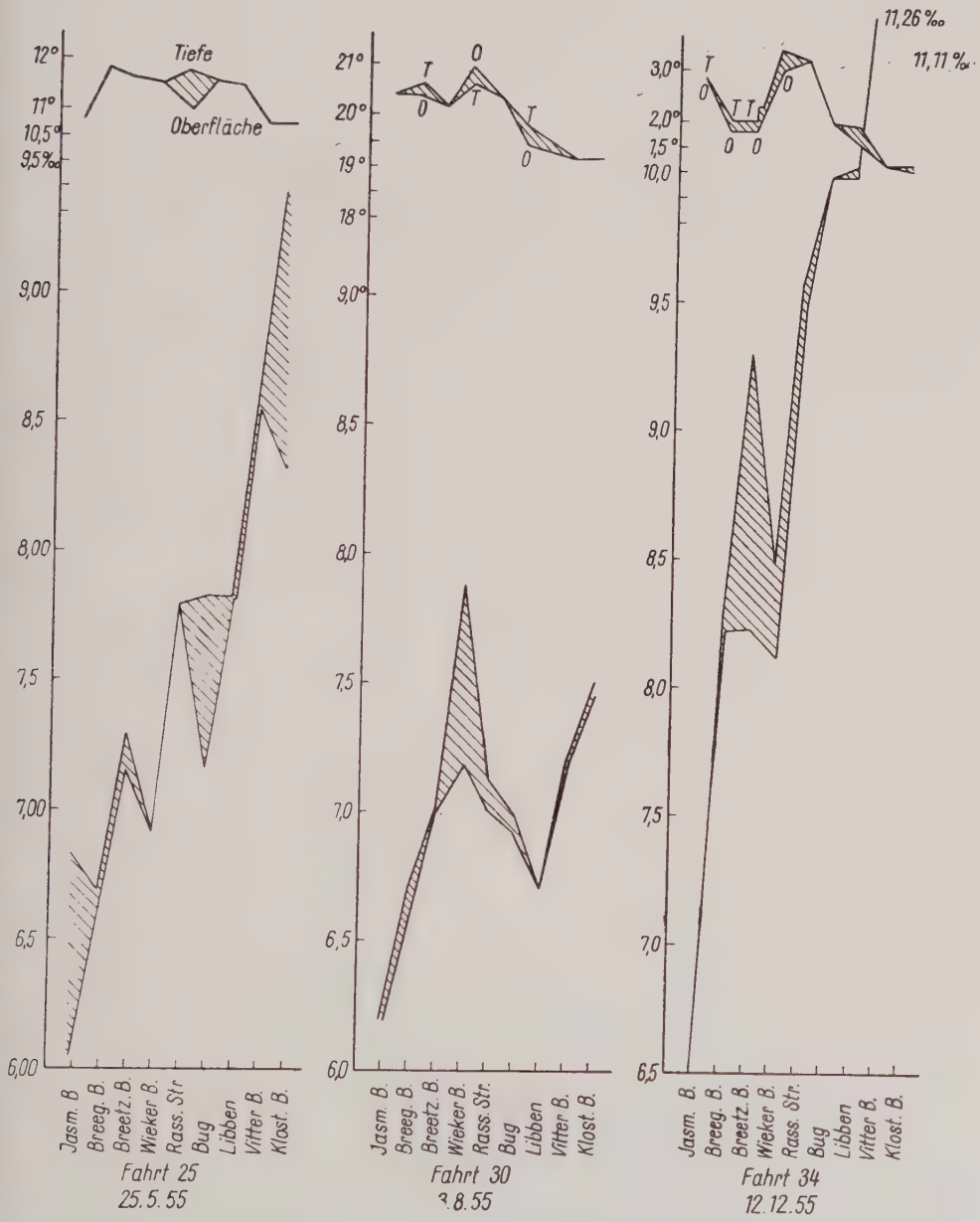


Abb. 4. Temperatur und Salzgehalt von drei Terminfahrten 1955 in die Rügenschen Bodden.

Tiefentemperaturen gebunden. Thermische Inversion, die Unterwanderung kalten und salzarmen Oberflächenwassers durch stärker salziges und wärmeres, die erstmalig im April 1926 in der Ostsee festgestellt wurde, war auch in den Bodden in den Herbstperioden zu beobachten. Auch in diesen Gewässern ist noch ein geschichteter Einstrom festzustellen. In Abb. 4 gibt die obere Linie die Tiefenwerte wieder. Die Tiefen der Bodden variieren von 3 m (Breetzer Bodden, Bug) bis 8 m (Jasmunder Bodden). Die Differenzen der Oberflächen- und Tiefenwerte des Salzgehaltes sind in Anbetracht der Länge und Enge des Zuflußweges und der starken Windexponierung der flachen und ungeschützten Bodden groß zu nennen.

Die in Abb. 4 wiedergegebenen Situationen von Terminfahrten im Mai, August und Dezember 1955 lassen sich gut in den Jahresablauf einordnen. Die Werte der Mai- und Dezemberfahrt entsprechen dem Kurvenverlauf der Maximalwerte in Abb. 5. Die Sonderstellung des ostseenahen Wieker Boddens tritt deutlich hervor, seine Werte bleiben ähnlich denen des vorgelagerten Rassower Stroms niedrig. Die Minimumkurve drückt den stabilen niedrigen Salzwert des sommerlichen Oberflächenwassers der Ostsee aus. Das Gebiet erhält keine wesentlichen Süßwasserzufuhren aus dem Binnenland. Sehr aufschlußreich ist das Absinken der Werte aller Kurven im Vierendehlgebiet (Südspitze Hiddensees), das sich dem

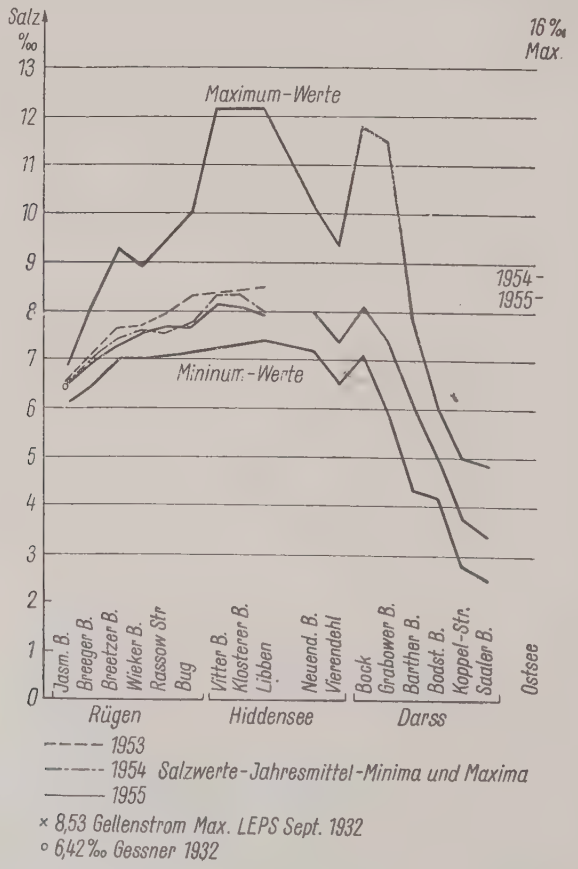


Abb. 5. Salzwerte der Terminfahrten 1953 bis 1955.

Strelasund nördlich anschließt. Die Messungen datieren zwar aus Sommer- und Herbstuntersuchungen, sind jedoch ein Beleg für den Einfluß des Strelasundes und Greifswalder Boddens, der im Mündungsbereich der Oder liegt (Seifert).

Tabelle 1. Salzwerte in ‰ nach verschiedenen Autoren.
G = Gessner 1930—33; R = Rentz 1936—38; S = Schwarz 1953—55;
T = Trahms 1936—38; W = Wundsch 1929—30.

Jasmunder Bodden . .	S: 1953 = 6,65	T: 6,05—7,78	G: 6,00—6,39
	1954 = 6,63	3. Nov. 1936	
	1955 = 6,41	8,55	
Breeger Bodden	S: 1953 = 7,00	T: 7,07—7,69	
	1954 = 7,08		
	1955 = 6,90		
Breetzer Bodden. . . .	S: 1953 = 7,64	R: 1936 = 7,5	T: 7,40; 8,99
	1954 = 7,40	1937 = 7,2	G: 7,08; 7,21
	1955 = 7,31	1938 = 7,4	7,40
Wieker Bodden	S: 1953 = 7,77	R: 1936 = 7,45	T: 7,45
	1954 = 7,58	1937 = 7,25	7,61
	1955 = 7,55	1938 = 7,45	
Rassower Strom	S: 1953 = 7,86	R: 1936 = 7,5	T: 7,97
	1954 = 7,55	1937 = 7,2	9,06
	1955 = 7,68	1938 = 7,6	
Bug	S: 1953 = 8,33	T: 7,18	
	1954 = 7,72	9,11	
	1955 = 7,68		
Libben	S: 1953 = 8,47	R: 1936 = 7,4	T: 7,33
	1954 = 7,94	1937 = 7,2	10,31
	1955 = 7,95	1938 = 7,7	
Vitter u. Klost. Bodden .	S: 1954 = 8,31	T: 7,13	G: 8,0; 7,5
	1955 = 8,13	9,20	8,5
Neuendorfer Bodden . .	S: 7,21—10,06		
Gellen	S: 6,99— 9,40	Maximum LEPS	8,53
Bock	S: 6,35—11,46	G: 7,2	W: 8,2
Grabower Bodden . . .	S: 5,82— 9,98	G: 6,2	W: 7,5
Barther Bodden	S: 4,82— 7,23	G: 5,0	W: 6,0
Bodstedter Bodden . .	S: 4,22— 5,95	G: 5,17	W: 3,9
Koppel-Strom	S: 2,77— 5,59		
Saaler Bodden	S: 2,52— 4,24	G: 2,22	

Jahresmittel der Rügenschen Gewässer: 1953 = 7,67; 1954 = 7,32; 1955 = 7,52
Jahresmittel der Ostsee (Oberflächenwerte Westküste Hiddensee, Kloster): 1954 = 8,60; 1955 = 8,38

In der Tabelle 1 sind die Daten aller Bearbeiter zusammengestellt. Wundsch August 1929 und 1930 (Darß), Gessner 1930/35, Trahms Juli bis November 1936, Rentz 1936/38 (außer Winter und Frühjahr), Schwarz Rügensche Gewässer 1953 bis 1955 ganzjährig mit Pausen im Frühjahr 1954 und 1955 (Vereisung) und in den Herbstperioden (Stürme), Darßgewässer mit je einer Sommerfahrt im August und Winterfahrt im November bis Dezember.

In den kalten Jahreszeiten sind von den früheren Untersuchern keine Beobachtungen durchgeführt worden; auch das Darßgebiet scheint nur im Sommer befahren worden zu sein. So erklären sich die geringeren Mittelwerte bei Rentz gegenüber den eigenen Messungen. Bei ganzjährigen regelmäßigen Proben-

entnahmen ist mit noch höheren mittleren Salzwerten zu rechnen. Durchflutung und Wasseraustausch sind intensiver, als aus früheren Untersuchungen zu entnehmen ist. Durch die Einbeziehung der kalten Jahreszeit in die Untersuchungsreihen wurden gänzlich anders gelagerte hydrographische Situationen festgestellt, die in dem nachfolgenden Abschnitt aufgezeigt werden sollen.

DIE VERKNÜPFUNG DER HYDROGRAPHISCH-METEOROLOGISCHEN UND BIOLOGISCHEN DATEN

Die hydrographische Lage ist nicht immer aus den gegebenen Daten erklärbar, da auch die vorangegangenen Wetterverhältnisse, auch die der Belt- und Gotlandsee, die Jahreszeit und die Eigenschwingungen der Ostsee die Situation beeinflussen.

Die zweite Jahreshälfte 1954 (meteorologische Karte I) ist durch Weststurmperioden gekennzeichnet, die zu Erhöhungen des Salzgehaltes in den Ostseebecken führen. Eine länger anhaltende Südostlage Ende November bringt ein starkes Maximum an der Küste. Gleichzeitig werden schwachsalzige Wasserkörper aus dem Strelasund herangeführt, die sich nach Ausstrom aus dem Libben oberflächlich im Küstengebiet verteilen. Ihr Einfluß geht nur langsam zurück. Schwächere Süd- und Südostlagen ziehen Tiefenwasser hoch, und nach mehrtägiger Sturmperiode (West bis Stärke 10) wird nach nur einem Tag Süd (Stärke 3) das Maximum der dreijährigen Untersuchungsperiode mit 17,2‰ an der Oberfläche erreicht. Bei gleichzeitig hohem Pegelstand erfolgt Einsalzung der Boddengebiete. Der bilanzmäßige Gewinn der Ostsee zeigt sich in dem bis Februar stark überhöhten Pegel.

Nach der Vereisungsperiode sinken die Außenwerte erst im Mai unter die 8‰-Grenze und bleiben infolge der Weststürme unruhig. Der Lage, die in Terminfahrt 25 vom 25. Mai 1955 in Abb. 4 dargestellt ist, geht Pegelanstieg nach stärkerem Absinken voraus. Damit ist die Möglichkeit für stärkeren Einstrom gegeben, der sich noch im Jasmunder Bodden mit dem hohen Tiefenwert von 6,9‰ bemerkbar macht.

Die sommerliche Ausstromlage der Ostsee, die in mächtiger Schicht salzarmes, warmes Oberflächenwasser heranführt, ist von drei Ostwindperioden unterbrochen. Erst Mitte September werden die ablandigen Winde mit dem Nachlassen der Flußzufuhren und Absinken der Oberflächentemperaturen stärker wirksam. Die Salzgehaltskurve steigt an und wird unruhig.

Innerhalb der Sommerperiode ist die Fahrt 30 (Abb. 4) typisch für die sommerliche Situation der Bodden. Nur im Wieker Bodden, der hydrographisch gesehen eine Sonderstellung einnimmt (OVERBECK), hat sich ein salzreicherer Wasserkörper gehalten, zu dessen erhöhten Werten auch die Verdunstung des hochtemperierten Wassers beigetragen hat. Der Libben steht unter dem Einfluß der tiefliegenden Ostseewerte.

Ab Mitte September ist bei wechselnden Winden der Pegel stark überhöht und unruhig. Die sehr hohe Salzspitze am 25. September 1955 fällt mit dem Normalpegel zusammen, die hohen Außenwerte können daher nicht die Boddengebiete beeinflussen. Erst nach dem Pegeltiefstand am 16. Oktober und stärker am 21. Oktober folgt dem steil ansteigenden Außenwert am 23. Oktober, der mit einem starken Pegelanstieg verbunden ist, eine hohe Salzspitze im Bodden. Diese Verknüpfung läßt sich auch aus den folgenden Situationen herauslesen. Sie tritt auch in den Sommerperioden auf, wird hier aber nicht so deutlich, da mit dem in die Boddengewässer einströmenden Ostseewasser das in seinem Salzgehalt kon-

stant niedrige Oberflächenwasser (etwa 7 bis 7,5‰) eintransportiert wird. Die Bedingung für die Erhöhung der Boddenwerte ist ein hoher Salzwert des Oberflächenwassers der Küste mit parallelem oder folgenden Pegelanstieg.

Auch in bezug auf den Gang der Wassertemperatur ist die Herbstperiode typisch. Die Temperaturkurve folgt der Salzkurve und dem Pegelstand sowohl an der Außenküste als auch im Bodden.

Der weitreichende Einfluß der Ostsee ist bei früheren Untersuchungen, die nicht die Winterperiode umfaßten, nicht klar erkannt und der mittlere Salzgehalt daher zu niedrig angesetzt worden. Die Topographie des Gebietes gestattet einen intensiven Wasseraustausch, begünstigt durch die Rinnenbildungen im Zuge Wittower Fähre, Breetzer und Breeger Bodden. Wieker Bodden und Rassower Strom sind durch Untiefen stärker abgeschlossen.

Die Erkennung eines sommerlichen Einbruchs von Ostseewasser ist in den Fällen, in denen nur Oberflächenwasser einströmt, an Veränderungen des Salzgehaltes nicht möglich.

Bei Eintransport von Tiefenwasser wird durch die schnelle Vermischung die Tiefe des Einbruchs nur bei baldigen Probenentnahmen an den Salz- und Temperaturwerten erkannt. Chemisch wäre der Nachweis möglich durch Bestimmung der Hauptkomponenten der gelösten Salze, das heißt durch Feststellung von Verschiebungen der den Gewässern eigenen Relationen der Ca- und Mg-Verbindungen.

Sehr viel deutlicher und einfacher zeigen die vom Wasser passiv mitgeführten Komponenten des Planktons die Strömungen an. Die augenfälligsten Indikatoren des sommerlichen Oberflächenwassers der Ostsee sind die Cladoceren *Evadne nordmanni*, *Podon leuckarti* und *P. intermedius*. Zu den Vertretern der mittleren Schichten des küstennahen Planktons gehören u. a. die Copepoden *Pseudocalanus elongatus*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* und *Acartia longiremis*. Eine ausgesprochene Tiefenform ist *Oithona similis*, die nie 10‰ unterschreitet.

Die Tabelle 2 gibt die Individuenzahlen von 200 l Fängen auf 100 l berechnet in der Reihenfolge Libben, Bug, Breetzer, Breeger und Jasmunder Bodden. Die sich nach der Station Bug nach Norden abgliedernden Gewässer des Rassower Stroms und Wieker Boddens sind in den beiden letzten Spalten aufgeführt.

Tabelle 2. Copepodite in Klammern, Salzwerte Oberfläche/Tiefe in ‰

	Libben	Bug	Breetzer	Breeger	Jasmunder	Rassower	Wieker
27. 5. 1955	7,8‰	7,2/7,8	7,2/6,3	6,6/6,7	6,1/6,8	7,8	6,9
Podon leuckarti	1	2	—	—	7	4	—
Evadne nordm.	3	3	1	—	—	1	1
Pseudocalanus elong.	1(13)	(1)	—	1(2)	—	2(13)	—
25. 4. 1954	—	7,7	7,6/7,8	7,5/7,3	6,7	7,7	7,9
Podon leuckarti	1	1	—	1	—	—	—
Evadne nordm.	1	1	—	1	—	—	—
Pseudocalanus elong.	(1)	—	1(2)	—	—	—	(2)
12. u. 17. 12. 1955	10‰	10	8,2/9,4	8,3/8,2	6,5/6,6	9,6/9,5	8,1/8,5
Pseudocalanus elong.	(6)	4(15)	(2)	3(2)	1(1)	2(3)	1(1)
Temora longicornis	2(10)	7(20)	(1)	5(1)	1(1)	10(15)	3(2)
Acartia longiremis	5	4	1	1	—	3	3
Oithona similis	1	20(25)	2(2)	1(6)	—	2(2)	(1)
Centropages hamatus	1(3)	(5)	—	(1)	—	(2)	1(1)

ZUSAMMENFASSUNG

Die Wassermassen, die das südlich des Libben liegende Einstromgebiet passieren, lassen sich ihrer Herkunft gemäß aufgliedern.

Bei Einstromlagen:

Oberflächenwasser der Ostsee im Sommer bei den in den meteorologischen Karten gezeigten Witterungsverläufen.

Oberflächen- und Tiefenwasser der Ostsee in den kalten Jahreszeiten.

In der Übergangszeit im Frühjahr können sich die Schmelzwässer der Oder bemerkbar machen.

Bei Ausstromlagen:

Das Wasser der Rügenschen und Hiddenseer Bodden.

Das Wasser des Strelasundes nach andauernden Südsüdost-Winden, das nach Passieren der Hiddenseer Bodden auch in die Rügenschen Gewässer eindringen kann.

In Verbindung mit der Beobachtung hydrographischer und biologischer Schichtungen im Küstengebiet ist die Eliminierung der allogenen Faunenelemente des Planktons der Boddengewässer möglich. Andererseits können mit Hilfe planktologischer Untersuchungen Wasserkörper charakterisiert werden.

Die Lage der eingangs erwähnten Institute zwischen der Ostsee und den topographisch interessanten Boddengebieten Rügens und Hiddensees, denen sich die des Darß anschließen, ist günstig für die Ausweitung dieser Forschungen. Die letzte Möglichkeit für laufende Untersuchungen der Verhältnisse in der Belt- und Arkonasee ist auf dem Feuerschiff Gjedser Rev gegeben (Darßer Schwelle). Es dürfte für die hydrographische Forschung von Interesse sein, aus Beobachtungen exponierter Randgebiete Bestätigung für die großen Wasserbewegungen in den Durchzugsgebieten zu erhalten.

Literatur

Gessner, F., 1937: Hydrographie und Hydrobiologie der Brackgewässer Rügens und des Darß. Kieler Meeresf. **2**.

Leps, W., 1933: Salzgehalt und Stromverhältnisse in den Binnengewässern westlich Rügens. Dissertation Greifswald.

Overbeck, J., 1955: Meeresdüngungsversuche in einem Boddengewässer Rügens. Wiss. Zschr. d. Univ. Greifswald **5** (Festschrift).

Rentz, G., 1940: Das Plankton der Hidd. Rüg. Gewässer und seine Produktionsphasen im Jahrescyclus. Arch. Hydrobiol. **36**.

Trahms, O., 1937: Zur Kenntnis der Salzverhältnisse und des Phytoplankton d. Hiddenseer und Rügenschen Bodengewässer. Arch. Hydrobiol. **32**.

— 1939: Beiträge zur Ökologie küstennaher Gewässer. Das Plankton des Jasmunder Bodden. Arch. Hydrobiol. **35**.

— u. Stoll, K., 1938: Hydrobiologische und hydrochemische Untersuchungen in den Rügenschen Gewässern während der Jahre 1936 und 1937. Kieler Meeresf. **3**.

Wyrtki, K., 1953/1954: Die Dynamik der Wasserbewegungen im Fehmarnbelt. I und II. Kieler Meeresf. **9** und **10**.

— 1954: Der große Salzeinbruch in die Ostsee im November und Dezember 1951. Kieler Meeresforschungen **10**.

Dr. Siegfried Schwarz
Greifswald
Breitscheidstraße 5

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	3	1960	339—345

Fritz Gessner

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia in Manaus
und Botanisches Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN PHOSPHATHAUSHALT DES AMAZONAS[1])

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 339
Untersuchungsmethoden 340
Ergebnisse 340
A. Der Phosphatgehalt des Amazonas-Wassers 340
B. Die Bedeutung der Varzea für die Phosphatfällung 341
C. Die Phosphatabgabe des Varzea-Sediments an das Wasser 343
Zusammenfassung 345
Literatur 345

EINLEITUNG

Die zentrale Bedeutung des Phosphats als produktionsbegrenzender Faktor im Meer und in Binnengewässern ist heute allgemein bekannt. In dicht vom Menschen besiedelten Gebieten werden durch Abwässer oder Sickerwässer aus gedüngten Feldern, Seen und Flüssen beträchtliche Phosphatmengen zugeführt, die hier meist zu einer so starken Steigerung der organischen Produktion führen, daß ernsthafte Schädigungen für Fischerei und Hygiene kaum vermeidbar sind. In Europa und in den USA werden solche Fragen heute eingehend diskutiert.

Es scheint daher von Interesse zu sein, zum Vergleich hierzu einmal ein Gewässersystem zu betrachten, dessen Phosphathaushalt durch den Menschen in keiner Weise verändert wird. Als besonders geeignet bietet sich hierzu Amazonien an, das mit seinen 0,3 Menschen pro Quadratkilometer zu den menschenärmsten Ländern der Erde gehört. Die Wassermassen, von denen es durchströmt wird, sind so gewaltig, daß selbst die Großstadt Manaus mit ihren 160000 Einwohnern den Chemismus des Rio Negro nur auf einem engen Uferstreifen verändert (Gessner 1960). In seiner Gesamtheit ist das System des Amazonas in seinen chemischen Eigenschaften jedenfalls vom Menschen völlig unbeeinflußt.

P-Bestimmungen in diesem Gebiet wurden durch Sioli (1949, 1954) an zahlreichen Stellen durchgeführt, doch fand er, von seltenen Ausnahmen abgesehen, immer nur den Nullwert und unterstreicht hierdurch die extreme Phosphatarmut der Amazonas-Gewässer. Nun darf aber erwartet werden, daß hinter jenem methodisch bedingten Nullwert noch Probleme verborgen liegen, die sichtbar werden, wenn man P-Bestimmungen mit einer feineren Methode durchführt.

[1]) Herrn Prof. Dr. Arno Wetzel zum 70. Geburtstag gewidmet.

Solchen Problemen ist diese Arbeit gewidmet. Sie bezieht sich ausschließlich auf die Weißwässer des Amazonas. Das Schwarzwasser des Rio Negro, das etwas andere Verhältnisse bietet, wird in seiner Beziehung zum Phosphatgehalt gesondert dargestellt werden. Unberücksichtigt blieben auch die Seen des Amazonas-Gebietes, auf deren P-Armut bereits BRAUN (1952) hingewiesen hat. Sie darf als Folge der Phosphatzehrung durch die Phytoplankter angesehen werden.

UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Während meiner Aufenthalte am Amazonas in den Jahren 1956, 1957 und 1959 wurden Oberflächenproben des Flußwassers — Seen wurden nicht berücksichtigt — in Plastikflaschen gefüllt und dunkel gehalten, bis nach einigen Monaten die P-Bestimmung erfolgte. Die lange Zeit zwischen Entnahme der Probe und der Phosphatbestimmung ist unzweifelhaft ein Nachteil, der sich jedoch nicht umgehen ließ. Wirklich genaue P-Bestimmungen lassen sich nur photometrisch durchführen, und zwar mit langen Absorptionsröhren, in denen auch eine sehr geringe Blaufärbung sichtbar wird. Als am besten geeignetes Instrument dient nach KALLE (1934) hierzu das Pulfrich-Photometer, das mir am Amazonas nicht zur Verfügung stand. So konnten die Untersuchungen erst jeweils nach meiner Rückkehr aus Brasilien im Botanischen Institut der Universität München ausgeführt werden.

Die Absorptionsrohre hatten eine Länge von 150 mm — noch längere Rohre konnten aus Mangel an Untersuchungswasser nicht verwendet werden —, die Ausführung der P-Bestimmung erfolgte genau nach den Angaben von KALLE. Die Wasserproben zeigten auch nach monatelangem Stehen immer noch eine leichte Trübung, die natürlich beim Photometrieren nicht unberücksichtigt bleiben durfte. Als Vergleichslösung wurde in solchen Fällen infolgedessen nicht destilliertes Wasser, sondern das Untersuchungswasser ohne Zusatz von Reagentien verwendet. Die Genauigkeit der Bestimmung betrug 0,5 γP/l.

ERGEBNISSE

A. Der Phosphatgehalt des Amazonas-Wassers

In folgender Tabelle sind die von mir durchgeführten P-Bestimmungen an Wasserproben des Amazonas zusammengestellt.

Tabelle 1. Der Phosphatgehalt der Oberflächenwässer des Amazonas

Ort der Probenentnahme	Zeit der Entnahme	γ P/l
Ucayali (Peru)	März 1959	6
Marañon (Peru)	März 1959	3
Solimões (Fonte Bõa)	Januar 1957	3
Solimões (oberhalb Rio Negro-Einstrom)	April 1959	1,5—2,0
Amazonas (Santarem)	Dezember 1956	1,5—2,0

Diese Tabelle zeigt, daß der Phosphatgehalt des Amazonas-Wassers zwar nicht Null ist, sie bestätigt jedoch die von SIOLI gefundene Tatsache der extremen P-Armut des Amazonas. Ob die P-Abnahme in Richtung des Flußlaufes real ist, müßte erst durch viel ausführlichere Untersuchungen erwiesen werden.

Diese P-Armut des Amazonas ist keineswegs selbstverständlich. Die Anden, denen er und viele seiner Nebenflüsse entspringen, sind ein jung aufgefaltetes Gebirge, aus dessen Gesteinen noch größere Mengen an Elektrolyten herausgelöst werden (Gessner 1960). Selbst der Orinoko, der einem uralten Granitmassiv entspringt, hat — bei Ciudad Bolivar — einen Gehalt von 7,5 γ P/l.

Die Phosphatarmut europäischer Seen und Flüsse ist zumeist sekundär, da sich in der Regel das Phytoplankton solange vermehrt, bis fast die letzten nachweisbaren P-Spuren aus dem Wasser verschwunden sind. Eine solche Phosphatzehrung ist jedoch im tropischen Weißwasserstrom infolge des hohen Trübungsgrades des Wassers nicht möglich, ein autochthones Phytoplankton kommt nicht zur Entwicklung (Gessner 1955). In 1 m Wassertiefe ist z. B. im Solimões nur mehr $^1/_{500}$ bis $^1/_{1000}$ des eindringenden Lichtes vorhanden, und da der Amazonas mitunter Tiefen aufweist, die 100 m überschreiten, stellt er für die Pflanzen einen vollkommen dunklen Raum dar, in dem Photosynthese nicht möglich ist, und zwar auch nicht in seinen allerobersten Schichten, da ein Plankter wegen der ständigen Wasserdurchmischung ja nicht hier verbleiben kann. Wenn also eine P-Verarmung durch Organismen nicht in nennenswertem Umfange stattfinden kann, darf angenommen werden, daß es im Amazonas auf anorganischem Wege zu einer Phosphatfällung kommt, und diese Frage soll im folgenden Kapitel untersucht werden.

B. Die Bedeutung der Varzea für die Phosphatfällung

Die große Menge an anorganischen, im Wasser unlöslichen Suspensoiden, denen die Weißwässer Amazoniens ihre lehmig helle Farbe verdankten, bilden nach ihrer Sedimentation den Schwemmlandboden der Varzea. Ihrer Bedeutung für die Entstehung und Umgestaltung der Landschaft Amazoniens hat Sioli 1957 eine ausführliche Arbeit gewidmet. In dieser finden sich auch die Angaben Kratzers über die Menge an im Wasser suspendierten Teilchen, die Sioli durch eigene Angaben ergänzt. Je nach dem Bewegungszustand und der Herkunft des Wassers dürften die Suspensoide — nach Trocknung bei 110° C — pro Liter Wasser ein Gewicht von 40 bis 200 mg haben. Eine eigene Untersuchung des Solimões oberhalb des Rio-Negro-Einstromes ergab 67 mg/l. Holt man aus größerer Wassertiefe Proben herauf, so kann man in der Regel feststellen, daß hier das Wasser einen größeren Trübungsgrad aufweist als an der Oberfläche. Während des Laufes kommt es also auch im Flußbett selbst unablässig zu einem Absinken der Suspensoide. Es sollte nun geprüft werden, ob durch diesen Sedimentationsvorgang auch ein Ausfällen des Phosphats gegeben ist, wobei die chemisch-physikalischen Vorgänge dieses Ausfällens hier nicht diskutiert werden sollen.

Zur Untersuchung dieser Frage wurde eine Varzea-Probe, die einer Schwemmlandinsel des Amazonas unterhalb von Santarem entstammte und die sich bereits in stark verfestigtem Zustand befand, in der Reibschale pulverisiert. Dieses Pulver wurde in verschiedenen Mengen Phosphatlösungen zugefügt, die mit doppelt destilliertem Wasser angesetzt worden waren.

Die Phosphatlösungen — mit KH_2PO_4 in bidest. Wasser angesetzt — wurden in Konzentrationen angewendet, die 10, 20, 50 und 70 γ P/l enthielten. Sie kamen in hohe Glaszylinder, und jede dieser Konzentrationen erhielt 20, 50 und 100 mg Varzea hinzugefügt. Nach kräftigem Umschütteln wurde die Suspension 24 Stunden stehengelassen, wobei sich — bis auf eine feine Trübung — der Hauptteil der festen Bestandteile zu Boden gesetzt hatte. Die überstehende Flüssigkeit wurde

auf ihren P-Gehalt photometriert und aus der Differenz zum Ausgangswert die Phosphatmenge berechnet, welche mit den Suspensoiden ausgefällt worden war. In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der Versuchsserien zusammengestellt.

Tabelle 2

Varzea-Zusatz in mg/200 cm³ Lösung	20	50	100
Konzentration 10 γ P/l, Wert nach 24 Stunden	7,5	6,0	7,5
Absolute P-Aufnahme in γ P	0,5	0,8	0,5
Konzentration 20 γ P/l, Wert nach 24 Stunden	10,0	6,0	5,0
Absolute P-Aufnahme in γ P	2,0	2,8	3,0
Konzentration 50 γ P/l, Wert nach 24 Stunden	34	32	34
Absolute P-Aufnahme in γ P	3,3	3,6	3,3
Konzentration 70 γ P/l, Wert nach 24 Stunden	57	52	50
Absolute P-Aufnahme in γ P/l	2,6	3,4	4,0

Die Werte aus dieser Tabelle sind in Abb. 1 veranschaulicht. Sie läßt erkennen, daß die Phosphatmenge, welche in das Sediment wandert, von der P-Konzentration der Lösung abhängt. Hierbei besteht jedoch keineswegs Proportionalität. Vielmehr finden sich die größten Unterschiede zwischen den Konzentrationen 10 und 20 γ P/l. In höheren Konzentrationen steigt das Ausmaß der Fällung nur mehr wenig an. Extrapoliert man die Kurven nach links unten, so läßt sich erkennen, daß bei P-Konzentrationen unter 10 γ P/l die P-Fällung bald zum Stillstand kommen muß und einem Zustand zustrebt, der einem Gleichgewicht zwischen Sediment und Lösung entspricht. An diesem Gleichgewicht ändert auch die Varzea-Menge wenig. Steigende Mengen an Varzea erhöhen, wie die Kurven zeigen, die P-Fällung nur unbedeutend.

Die soeben geschilderten Versuche, in denen die verwendete Varzea-Menge etwa der des Amazonas entspricht, geben die Erklärung für die Phosphatarmut des Flußwassers, sie lassen aber auch erkennen, warum niemals der Nullwert erreicht wird. Wir dürfen vermuten, daß P-Werte zwischen 2 und 5 γ P/l etwa dem Gleichgewicht zwischen Sediment und Wasser entsprechen, wobei die Höhe dieses Gleichgewichtswertes wohl durch die Art des Sediments und durch die Temperatur beeinflußt werden dürfte.

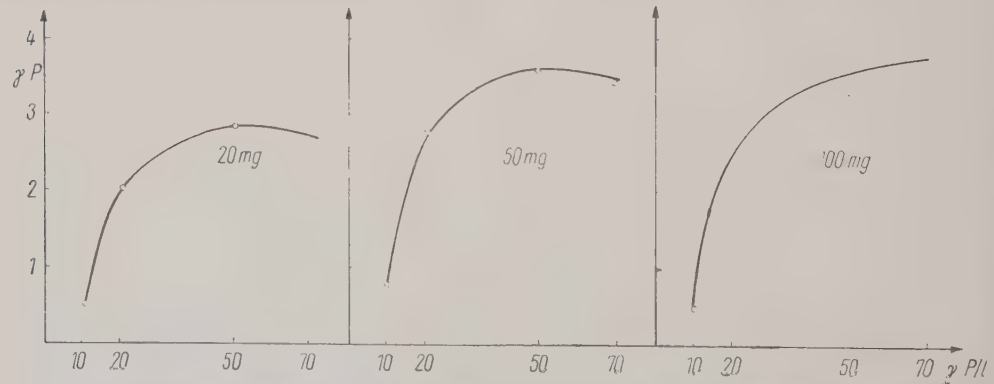


Abb. 1. Phosphataufnahme (in γ P/24 h) von 20, 50 und 100 mg pulverisierter Varzea aus Lösungen verschiedener P-Konzentration.

C. Die Phosphatabgabe des Varzea-Sediments an das Wasser

Wir haben oben darauf hingewiesen, daß die P-Armut des Amazonas-Wassers keineswegs selbstverständlich ist, da eine organogene P-Zehrung im schwarzen Raum des tropischen Weißwassers nicht stattfinden kann. Nun müssen wir hinzufügen, daß die extreme P-Armut des Wassers geradezu paradox anmutet, wenn wir an die gewaltigen Phytoplanktonmengen denken, die sofort zur Entwicklung kommen können. Verlieren bei fallendem Wasserstand Seen oder Flußarme, die zur Zeit des Hochwassers durchströmt werden, ihren Kontakt mit dem Hauptfluß, kommt also hier das Wasser zur Ruhe, so senken sich die Suspensoide zu Boden, das Wasser wird klarer und in dem Maße, in dem nun das Licht einzudringen vermag, erwacht das Leben pflanzlicher Plankter. Massenvegetationen, an denen vor allem *Oscillatoria-* und *Microcystis*-Arten den Hauptanteil haben, bedingen grüne Vegetationsfärbungen, ja vielfach ist auch Wasserblüte zu erkennen, wie sie für extrem eutrophe Gewässer typisch ist. Zwar liegen bisher keine Bestimmungen über das Gesamtphosphat solcher planktonreicher Amazonas-Gewässer vor, doch dürfte die in den Organismen gebundene P-Menge zehn- bis hundertfach größer sein, als jene, welche wir gelöst im Wasser fanden. Woher aber stammt nun auf einmal jenes gewaltige Phosphorkapital? Es gibt keine andere Antwort, als auch hierfür wiederum das Varzea-Sediment verantwortlich zu machen. Wenn, wie wir sahen, zwischen Wasser und Sediment Gleichgewicht eingetreten ist, sobald die P-Konzentration unter 10 γ P/l absinkt, darf erwartet werden, daß Sediment, das nun mit völlig P-freiem Wasser in Berührung kommt, an dieses wiederum soviel Phosphat abgibt, bis das Gleichgewicht erreicht ist

Um diese Frage zu prüfen, wurden verschiedene Mengen pulverisierter Varzea mit 200 cm³ doppelt destilliertem Wasser geschüttelt und dann in Glaszylindern 24 Stunden stehengelassen. Tabelle 3 zeigt, daß nach dieser Zeit tatsächlich überall Phosphat im Wasser nachweisbar war:

Tabelle 3

mg Varzea pro 200 cm³ destilliertes Wasser . .	20	50	100	200
γ P/l nach 24 Stunden	2,5	2,5	2,5	3—4

Wir sehen, daß sich wiederum jener Phosphatwert eingestellt hat, den wir im freien Wasser fanden, und von dem wir vermuteten, daß er dem Gleichgewicht zwischen Sediment und Wasser entspricht. Auch hier zeigt sich, daß die Sedimentmenge zwischen weiten Extremen ohne Einfluß ist auf die Phosphatkonzentration des Wassers. Da z. B. die Varzea-Mengen von 20 und von 100 mg/200 cm³ im destillierten Wasser die gleiche P-Konzentration erzeugte, mußten die 100 mg nur ein Fünftel jener P-Menge abgegeben haben, welche 20 mg freisetzte.

Noch deutlicher werden die Verhältnisse in folgendem Experiment: In der Versuchsreihe A wurden Sedimentmengen von 50, 100 und 200 mg verwendet und jede dieser Mengen in einer Serie von Glaszylindern in 200 cm³ in bidestilliertem Wasser suspendiert. Jeden Tage wurde nun in je einem Zylinder der drei verschiedenen Suspensionen der Phosphatgehalt bestimmt, die übrigen Zylinder, deren Suspensionen erst in den folgenden Tagen untersucht werden sollten, täglich einmal kräftig durchgeschüttelt. Es sollte in dieser Versuchsreihe geprüft werden, ob die P-Abgabe des Sediments zeitabhängig ist.

In der Versuchsreihe B wurde mit den gleichen Varzea-Mengen nur jeweils eine Suspension mit 200 cm³ bidestilliertem Wasser angesetzt.

Nach einem Tag wurde der P-Gehalt der überstehenden Lösung bestimmt, diese dann durch 200 cm³ bidestilliertes Wasser ersetzt und nach kräftigem Schütteln wiederum 24 Stunden stehengelassen. Dieser Vorgang wurde während einiger Tage fortgesetzt. Die Tabelle 4 bringt die Ergebnisse aus den Versuchsreihen A und B.

Tabelle 4

Varzea-Menge in mg/200 cm³ bidest. Wasser	50	100	200
Versuchsreihe A			
P-Gehalt der Lösung nach 1 Tag in γ P/l	2,5	2,5	3,5
P-Gehalt der Lösung nach 2 Tagen in γ P/l	2,5	2,5	2,5
P-Gehalt der Lösung nach 4 Tagen in γ P/l	4,0	3,5	4,0
Versuchsreihe B			
P-Gehalt der Lösung nach 1 Tag in γ P/l	2,5	2,5	3,5
P-Gehalt der Lösung nach 2 Tagen in γ P/l	2,0	2,0	2,0
P-Gehalt der Lösung nach 3 Tagen in γ P/l	3,5	4,5	3,5
P-Gehalt der Lösung nach 4 Tagen in γ P/l	3,5	4,5	4,5

Wollen wir die gesamte P-Menge erfassen, die in diesen 4 Tagen von einer bestimmten Sedimentmenge abgegeben worden ist, so müssen wir die Werte der Versuchsreihe B in diesen 4 Tagen addieren, da hier jeweils die abgegebene P-Menge entfernt und durch neues destilliertes Wasser ersetzt worden ist. Für die Versuchsreihe A kann natürlich eine solche Addition nicht stattfinden. Berechnet auf die Wassermenge von 200 cm³ ergibt Tabelle 5 die gesamte P-Abgabe.

Tabelle 5

P-Abgabe nach 4 Tagen in γ P	Varzea-Menge in mg		
	50	100	200
Versuchsreihe A	0,8	0,7	0,8
Versuchsreihe B	11,5	13,5	13,5

Es zeigt sich also, daß dem Sediment in 4 Tagen etwa 14mal mehr Phosphat entzogen werden kann, wenn die abgegebenen P-Mengen immer entfernt werden, als wenn die überstehende Lösung nicht durch bidestilliertes Wasser ersetzt wird. Damit aber haben wir die Erklärung für die Frage, von der wir in diesem Abschnitt ausgegangen sind. Wird dem Wasser durch das Phytoplankton oder das Wurzelsystem der schwimmenden Wasserpflanzen, an welchen ja gerade die Weißwässer so reich sind, Phosphat entzogen, so wird dieses aus dem Sediment nachgeliefert, so daß es mit der Zeit zu einer Hochproduktion an P-zehrenden Organismen kommen kann.

Die Varzea stellt somit für die Gewässer Amazoniens eine Art Phosphatpuffer dar. Sind größere Mengen als 5 bis 10 γ P/l im Wasser gelöst, so wandern diese in das Sediment. Entspricht die P-Menge dem Nullwert — oder besser, jenem den unsere Methoden nicht mehr erfassen —, so wird Phosphat aus dem Sediment an das Wasser abgegeben.

ZUSAMMENFASSUNG

Wie schon Sioli in verschiedenen Arbeiten gezeigt hat, sind die Weißwässer des Amazonas extrem arm an gelöstem Phosphat. Bei Verwendung des Pulfrich-Photometers sind jedoch immer noch P-Spuren im freien Wasser nachweisbar, die im Durchschnitt zwischen 1 und 3 γ P/l liegen.

Diese P-Armut erscheint zunächst aus zwei Gründen unerwartet. Erstens kann im trüben Weißwasser aus Lichtmangel keine P-Zehrung durch Pflanzen stattfinden, die unter Wasser assimilieren. Zweitens zeigt sich überall dort, wo Weißwasser zur Ruhe kommt, die Suspensoide absinken und Licht ins Wasser einzudringen vermag, eine ungeheuer reiche Phytoplanktonentwicklung, die sicher ein Vielfaches jener P-Menge verbraucht, welche im freien Wasser nachweisbar ist.

An Hand von Versuchsreihen, welche mit pulverisiertem Varzea-Sediment des Amazonas durchgeführt wurden, konnte gezeigt werden, daß dieses Sediment, mit dem das Wasser des Amazonas unablässig in Berührung steht, als Phosphatpuffer wirkt. Ist der P-Gehalt des Wassers größer als 5 bis 10 γ P/l, so wandert der Phosphor mit den absinkenden Suspensoiden in das Sediment. Entspricht der P-Gehalt dem mit unseren Methoden festgestellten Nullwert, so wird P an das Wasser abgegeben, bis wiederum Konzentrationen zwischen 2 und 4 γ P/l erreicht sind.

Die Varzea als ein Phosphatpuffersystem, das mit einer sehr geringen P-Konzentration der Lösung im Gleichgewicht steht, erklärt einerseits die geringen P-Mengen der Weißwässer des Amazonas, andererseits, daß sich unter günstigen Lichtbedingungen — nach Absenken der Suspensoide — außerordentlich große Phytoplanktonmengen entwickeln können, da das von diesen verbrauchte Phosphat von der Varzea ständig nachgeliefert wird.

Die vorliegende Arbeit wurde durch Einladung und finanzielle Unterstützung des „Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia“ in Manaus ermöglicht. Dem ehemaligen Vizedirektor Dr. Raul Antony sowie dem jetzigen Vizedirektor Dr. Djalma Batista sei an dieser Stelle mein wärmster Dank ausgesprochen.

Literatur

Braun, R., 1952: Limnologische Untersuchungen an einigen Seen im Amazonasgebiet. Schweiz. Z. f. Hydrologie **14**, 1—128.

Gessner, F., 1955 und 1959: Hydrobotanik Bd. I. und II. Berlin, Deutscher Verlag der Wissenschaften VEB.

— 1960: Limnologische Untersuchungen am Zusammenfluß des Rio Negro und des Amazonas (Solimões). Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. **45**.

Kalle, K., 1934: Meereskundliche chemische Untersuchungen mit Hilfe des Zeiss'schen Pulfrich-Photometers. Ann. Hydrogr. u. mar. Met.

Sioli, H., 1949: O Rio Cupari. Boletim tecnico do Instituto Agronomico do Norte **17**.

— 1954: Beiträge zur regionalen Limnologie des Amazonasgebietes. Arch. f. Hydrobiologie **49**.

— 1957: Sedimentation im Amazonasgebiet. Geol. Rundschau **45**.

Prof. Dr. Fritz Gessner
Botanisches Institut der
Universität München
München 19
Menzinger Straße 67

Int. Revue ges. Hydrobiol. | 45 | 3 | 1960 | 347—354

Federico Pannier

Escuela der Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central, Caracas

PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF PODOSTEMACEAE IN THEIR NATURAL HABITAT

Contents

Introduction 347
Oxygen Consumption of Podostemaceae 348
Photosynthesis of Podostemaceae 350
Summary 354
References 354

INTRODUCTION

Podostemaceae represents one of the most interesting families of higher plants, and rarely is there a general botany text which does not carry special mention of them. As a rule, the origin of the genera lies in tropical regions such as Eastern Asia, Central and South America.

They grow in torrential waters (cataracts and falls) and a great variety of species of these plants grow where waters are most turbulent. The tenaciousness of the plants in these strong currents, in order to counteract the destructive force of the waters, is due to their many special anatomic-morphological adaptations. Despite vast knowledge on the systematics and morphology of this species of plants (van Royen 1951, Goebel 1893). I am not aware that any experimental research on their physiological aspects has been undertaken. Gessner (1955) and Vareschi (1956) studied some ecological aspects and distribution of the Podostemaceae on the rushes of the Caroní River (Venezuelan Guayana) and it was the former author who suggested to me the favorable prospects of a thorough study on the physiology of these plants.

The reason for the lack of research on this interesting group of aquatic plants is no doubt the impossibility of mantaining them alive for any period of time. A short while after they are removed from their natural habitat, they show signs of abnormality, calling special attention to the intense diffusion of substances due to exosmosis which makes the water turbid. For this reason, the only way in which one can undertake any experimental work is by using fresh material, making it necessary that studies be made at its natural habitat and using an ambulatory laboratory.

The species studied were *Apinagia multibranchiata* (Matth.) van Royen and *Mourera fluviatilis* Aubl. In only one case was an experiment undertaken at the home laboratory at the University of Caracas; in this all precautions possible were taken. This test was done on a species of a genus previously unknown in Venezuela identified by Dr. van Royen as *Tristicha* taken from a nearby river. The tests were made during August and September of two consecutive years. The aspects

studied were the oxygen consumed under normal conditions and on oversaturation, and photosynthesis measured as uptake of dissolved bicarbonate in water.

We were trying to prove if the Podostemaceae posses physiological adaptations related to morphological adaptations to the habitat in which they were found.

OXYGEN CONSUMPTION OF PODOSTEMACEAE

Previous work (PANNIER 1958, GESSNER and PANNIER 1958a, 1958b) showed the strong relationship between the consumption of oxygen by submerged aquatic plants and the content of oxygen of the medium which surrounded them. Due to the special characteristics of the habitat of the Podostemaceae, in which it is supossed that there is a maximum saturation of oxygen, the following interesting observations were suggested: 1. a comparison between the higher aquatic plants in tranquil waters with those in flowing water; 2. consumption of oxygen of these plants in oxygen oversaturated water with the consumption at normal saturations, and 3. observance of the consumption of oxygen by the different parts, both submerged and emerged, of one plant.

The method employed to determine the amount of oxygen dissolved in the water, was WINKLER's. The plants were put into closed dark glass bottles of approx. 250 ml, suspended by threads and exposed to the turbulent waters of the river. The difference between the initial content and the final content of oxygen gave the quantity of oxygen consumed during the exposed period. For the experiments on oversaturation of oxygen, we prepared the water by bubbling oxygen through it, until we obtained the concentration desired (see GESSNER 1959).

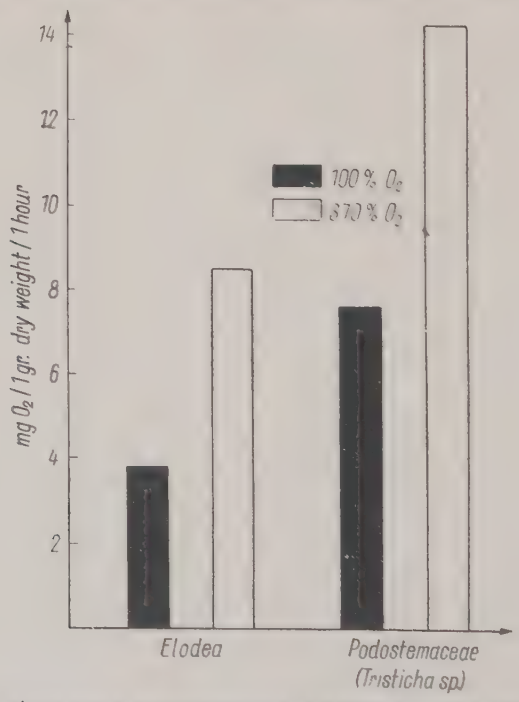


Fig. 1. Comparison of the oxygen consumption of *Tristicha* sp. with the oxygen consumption of *Elodea*.

Fig. 1 shows the comparison of the consumption of oxygen of *Tristicha* sp., originally from a habitat of maximum turbulency, with the oxygen consumption of *Elodea* from still waters in the Botanical Garden of Caracas. In a normal saturation of oxygen (100 per cent) the oxygen consumption of *Elodea* was lesser than that of *Tristicha*, calculated on the same unit of weight and time. Both plants reacted to an over-saturation of oxygen in the medium with a marked rise in consumption of oxygen. *Tristicha* reached the considerable value of 15 mg O_2/1 g. fresh weight/1 hour, the highest value ever measured in aquatic plants.

Experiments made with plant parts which grew totally submerged in water and with others which were alternately submerged and exposed by the turbulence, showed the same absolute consumption of oxygen (Fig. 2). It was observed that the oxygen consumption of these completely and partially submerged parts was approximately 3 times greater than the flowering parts, which were always emergent.

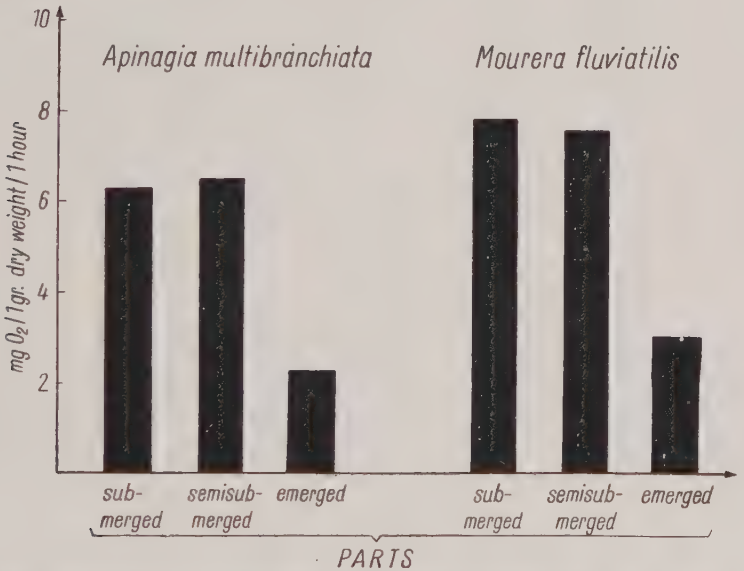


Fig. 2. Oxygen consumption of completely and partially submerged parts of the same plant of two different species of Podostemaceae.

A previous experiment (Fig. 3), in which the different vegetative parts of the same plant were separated and oversaturated with oxygen, after being in water with normal saturation (100 per cent), showed distinctly different reactions to this brusque addition of oxygen. The addition of oxygen produced little effect in those parts which were submerged and semi-submerged. In the submerged parts oxygen consumption tripled. It is possible that the strong cuticle which covers the emergent vegetative parts of the plant represents an obstacle to the diffusion of oxygen of the external medium towards the tissues of the plant, not reacting for this reason to the oversaturation in a pronounced form. On the other hand, the fact that the submerged parts responded to an oversaturation of oxygen with accentuated consumption, could indicate the great necessity of the tissues being constantly supplied with oxygen. This way be more so because of the lack of intercelular spaces, which are known to contain gas reserves in aquatic plants.

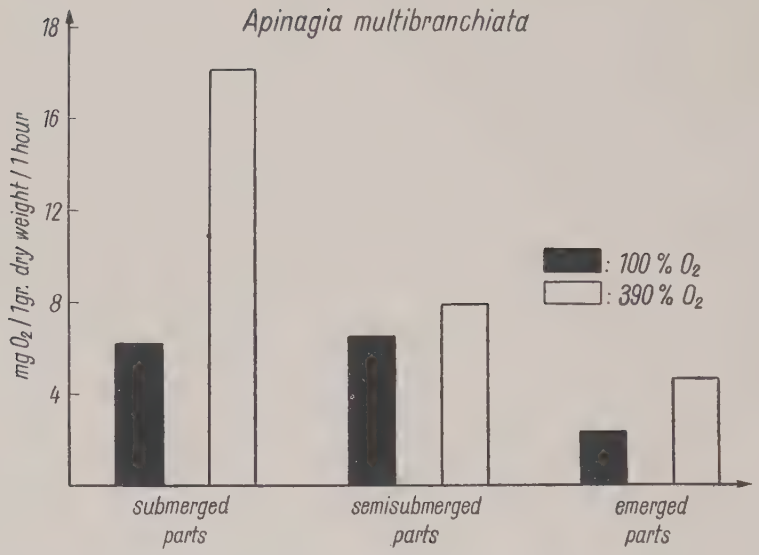


Fig. 3. Oxygen consumption in normal oxygen saturation (100 per cent) and in oversaturation (390 per cent) of different plant parts of *Apinagia multibranchiata*.

PHOTOSYNTHESIS OF PODOSTEMACEAE

Terrestrial plants have the carbon dioxide in the atmosphere as their only source of inorganic carbon. The submerged aquatic plants, however, have, besides CO_2 dissolved in the water, the possibility of using the ions of bicarbonate which represents a high percentage of the total saline content of the natural water. According to NATHANSON's (1907) theory, there does not exist a fundamental difference in use of CO_2 between aquatic and terrestrial plants. Aquatic plants are nourished exclusively from carbon dioxide dissolved in water. The dioxide deficit that is produced when there is a strong photosynthetic activity would cause a unequilibrium of the carbonate-dioxide system of free carbon the carbon dioxide being constantly supplied from the bicarbonate and precipitating carbonates.

Later it was found (ARENS 1933, RUTTNER 1947, 1948, STEEMANN-NIELSEN 1947) that during the photosynthesis of the majority of aquatic plants, a final product was hydroxide which shows that the bicarbonate is not transformed completely to the monocarbonate but that the bicarbonate can be deprived of the carbon and be used directly in photosynthesis. The constant production of hydroxide ions during photosynthesis implies that the medium is getting progressively more basic, which can be measured directly with a pH-meter.

The level of pH reached after a prolonged period of photosynthetic activity indicates conclusively whether the plant is capable of using only the dissolved carbon dioxide in water or of also using the dissolved bicarbonates as a source of carbon. With a pH between 8.0 and 9.0 there exists a minimum content of dissolved carbon dioxide incapable of covering the photosynthetic necessities of a great majority of submerged aquatic plants. The curve of active photosynthesis of a plant which uses exclusively the dissolved carbon dioxide will reach this value without continuing to rise. Plants capable of using the bicarbonates, on the other

hand, continue raising the pH of the medium to high values (pH around 11). This distinct behavior pattern can be observed in Fig. 4 where *Elodea*, a plant which uses bicarbonate ions in photosynthesis, shows a curve which ascends to a value above pH 10, while the species of Podostemaceae studied reaches a maximum value of pH 8.3. It is to be supposed that the curve of the Podostemaceae will continue to decrease because of overexposure to light which affects the plant.

The first tests done in the plants own habitat showed curves which are seen in Fig. 5. In this experiment aquatic plants (*Chara* and *Potamogeton*) which belong to the bicarbonate-using type were exposed in the same water and under the same light conditions as those of the natural habitat of the Podostemaceae. Although there is a conspicuous difference between the Podostemaceae and the other plants it is difficult to interpret the curves, especially the depresions of the pH curve of the Podostemaceae during the first hours of experimentation.

For a more exact control of luminosity, temperature and turbulence, we proceeded to study a species of Podostemaceae, *Tristicha* sp., in the laboratory. Fig. 6 shows the apparatus for the experiment. A 500-W lamp illuminated the bottle containing the plant, with a refrigerated tray of water between the lamp and the bottle to avoid over-heating. The water was continously aggitated by a magnetic stirrer. The variations of pH were measured directly through a microelectrode connected to a Beckmann pH-meter. The curves in Fig. 4 and 7 were obtained in this way. In Fig. 7 can be observed the velocity of the reaction in relation to turbulence. In turbulent water with Podostemaceae the maximum pH level was reached 2 hours earlier than in still water.

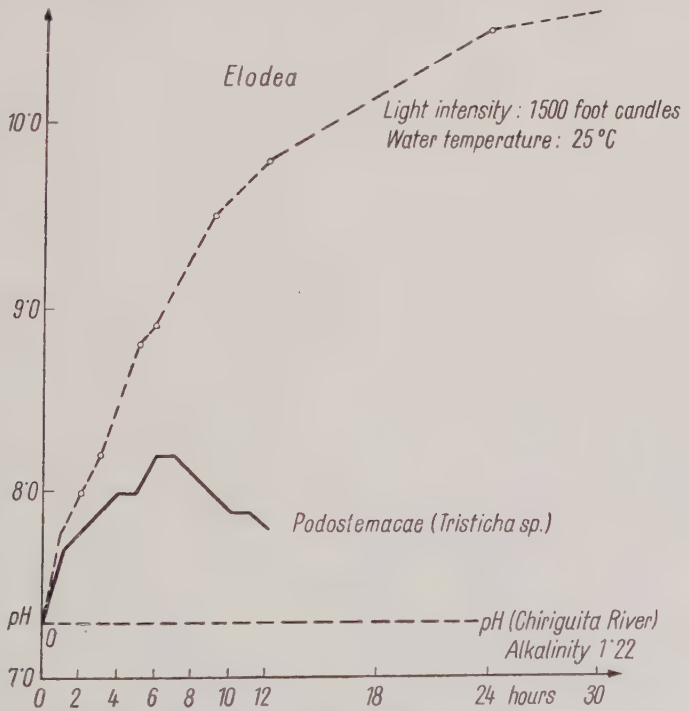


Fig. 4. Comparison between the photosynthetic curves (in relation to bicarbonate uptake) of *Tristicha* sp. and *Elodea*.

The results of an experiment similar to one done by RUTTNER (1948), which consists in the measurement of changes of alkalinity produced in a N/1000 solution of $KHCO_3$ containing plants exposed successively to darkness and light, are shown in Fig. 8.

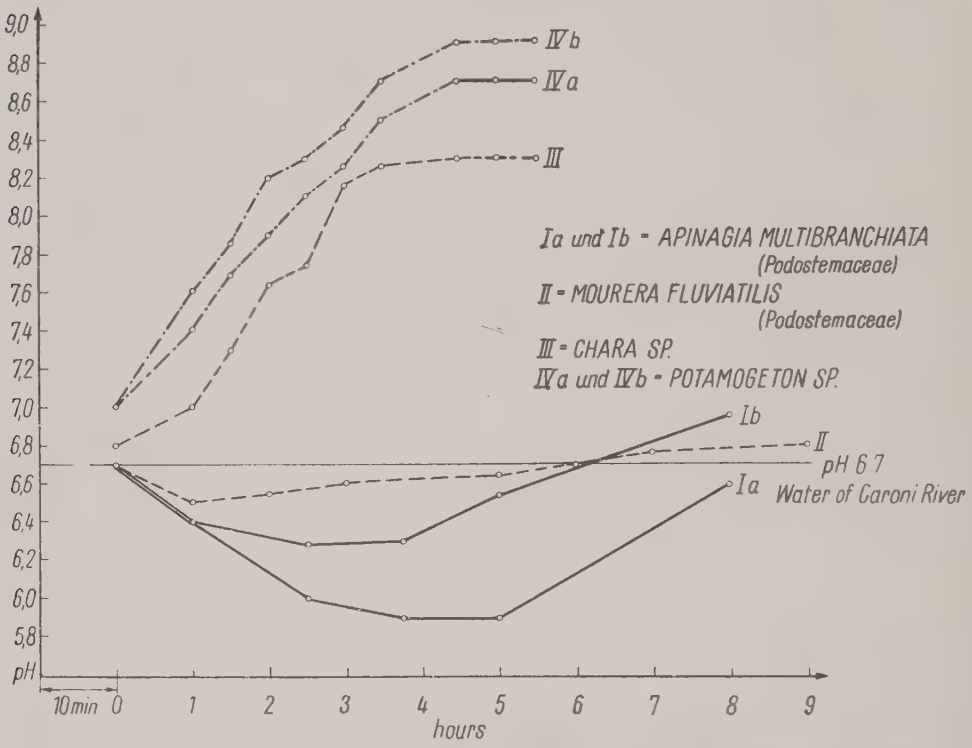


Fig. 5. Photosynthetic curves (in relation to bicarbonate uptake) of Podostemaceae and other aquatic plants growing in their natural habitat.

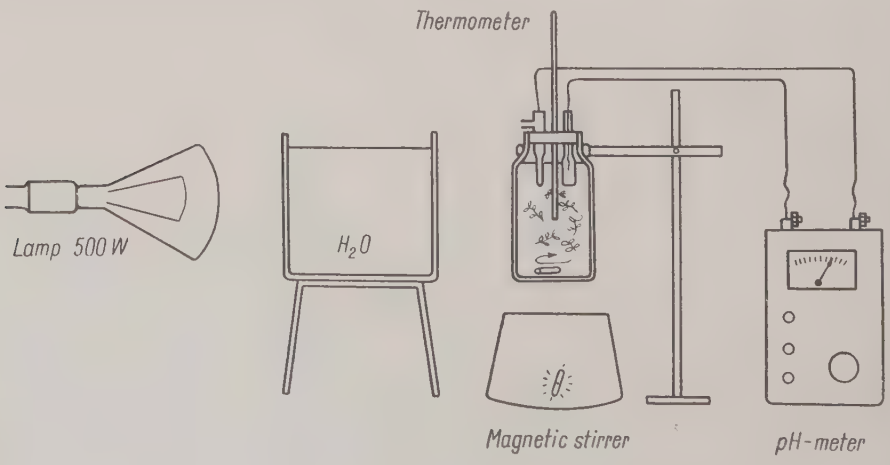


Fig. 6. Apparatus for the photosynthetic experiment.

It can be seen that the capacity for lessening the alkalinity of the medium is much less in the Podostemaceae then in *Elodea*, which indicates its capacity to use the bicarbonate as a supply of carbon in photosynthesis.

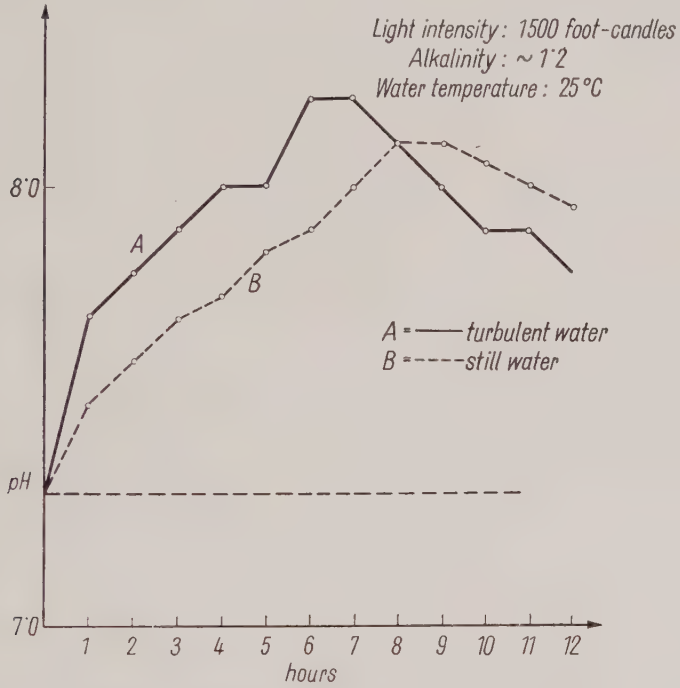


Fig. 7. Velocity of reaction in relation to turbulence expressed in the photosynthetic curves in *Tristicha* sp.

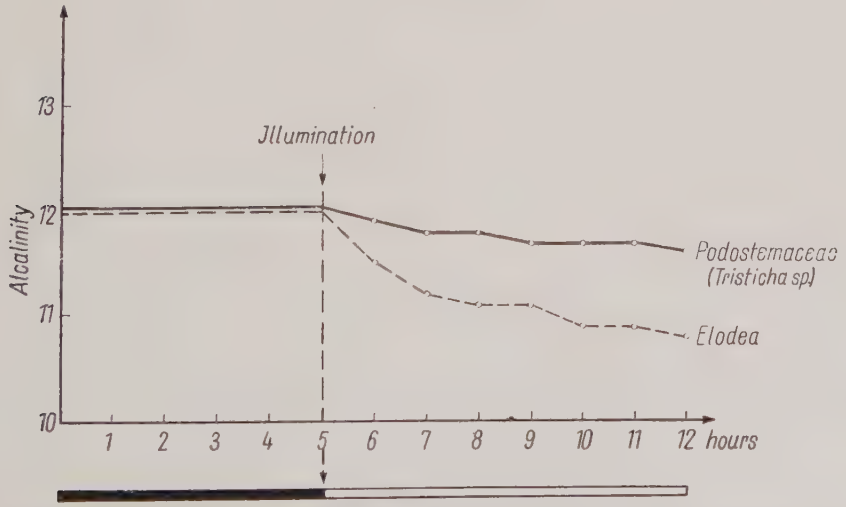


Fig. 8. Changes in the alkalinity produced in a N/1000 solution of $KHCO_3$ containing *Tristicha* and *Elodea* exposed successively to darkness and light.

Both plants are capable of diminishing the alkalinity of the solution only in light.

The conclusion from the experiments presented is that the inability of the Podostemaceae studied to derive carbon dioxide from the bicarbonates dissolved in the water is manifested ecologically and explains its restriction to this extreme habitat.

Only in those places of extreme turbulence, where an equilibrium is constantly guaranteed between carbon dioxide in the water and the carbon dioxide in the atmosphere, is the existence of these specialized plants possible.

SUMMARY

Some physiological processes, such as oxygen uptake and photosynthesis in relation to its carbon sources were studied in species of the tropical family, Podostemaceae, which occur only in highly turbulent water, and comparatively in aquatic plants of still water.

The following fundamental differences have been found in the species of Podostemaceae studied:

1. exceptionally high oxygen uptake, with a maximum value of 15 mg O_2/1 g dry weight/1 hour;
2. inability to utilize disolved bicarbonates, thus remaining these plants capable exclusively the CO_2 dissolved in the water as source of carbon for photosynthesis.

The high turbulence of the water in the habitat of the Podostemaceae guarantees an adequate supply of oxygen and CO_2 to the tissues, explaining the restriction of these plants to this extreme habitat.

This physiological adaptations of Podostemaceae have made possible their survival in extreme locations, thus evading competition from other plants.

References

Arens, K., 1933: Physiologisch polarisierter Massenaustausch und Photosynthese bei submersen Wasserpflanzen. Planta **20**, 621.

Gessner, F., 1955: Hydrobotanik I. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.

— 1959: Hydrobotanik II. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.

— and Pannier, F., 1958a: Der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen bei verschiedenen Sauerstoffspannungen. Hydrobiologia **10**, 323—351.

— and Pannier, F., 1958b: Influence of Oxygen Tension on Respiration of Phytoplankton. Limnology and Oceanography **3**, 478—480.

Goebel, K., 1889—93: Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg.

Nathanson, A., 1907: Über die Bedingungen der Kohlensäureassimilation in natürlichen Gewässern, insbesondere in Meeren. Ber. Verh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math. Phys. Kl. **59**, 211.

Pannier, F., 1957—58: El consumo de oxígeno de plantas acuáticas en relación a distintas concentraciones de oxígeno Acta Cientif. Venez. **8**; **9**; 148—161; 2—13.

Ruttner, F., 1947: Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen I. Österreich. Bot. Zschr. **94**, 265—294.

— 1948: Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen II. Österreich. Bot Zschr. **95**, 208—238.

Steemann-Nielsen, E., 1947: Photosynthesis in aquatic plants with special reference to the carbon-sources. Dansk Bot. Ark. **12**, No. 8.

van Royen, P., 1951: The Podostemaceae of the New World I. Bergen.

Vareschi, V., 1956: In „Ergebnisse der Deutschen Limnologischen Venezuela-Expedition 1952". VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.

Dr. Federico Pannier
Escuela de Biología
Facultad de Ciencias Universidad Central
Apartado Sab. Grde. 10098, Caracas, Venezuela

| Int. Revue ges. Hydrobiol. | 45 | 3 | 1960 | 355—358 |

J. Hrbáček and M. Hrbáčková-Esslová

FISH STOCK AS A PROTECTIVE AGENT IN THE OCCURRENCE OF SLOW-DEVELOPING DWARF SPECIES AND STRAINS OF THE GENUS *DAPHNIA*

Banta (1939) in reviewing the *Daphnia longispina* group as to the growth increment in pre-adult and adult instars of different strains, states that the growth ratios are approximately constant in genetically similar organisms only under comparable conditions of temperature and feeding. Referring to the extensive series of experiments carried out by his collaborators, he has shown that even under comparable environmental conditions the growth increments of instars of various clones are different. Hrbáček (1957) claims that with an increased fish-stocking of ponds the genus *Daphnia* is represented by the species or the strains of a diminished average length in adult instars. The aim of the present study is to examine whether the diminished length is caused, at least to some extent, by a relatively lower growth increment of smaller species and strains.

The strains of different species from different waterbodies were examined by cultivating single specimens from one clutch in 50 ml of water at 20° C in complete darkness. The cultures were kept under unlimited feeding conditions (i. e. about one million cells of *Chlorella* per ml). The specimens were measured after each molt. The mean body length of specimens from one clutch (at least five, usually more than ten specimens) in the succesive instars was calculated and plotted on a semilogarithmic net. The slope of the curve connecting the points characterizes the increments. The different slopes, especially during the immature instars (the 1st mature instar is indicated by a dot), determine different relative increments.

Generally more than one clone of one species from one water-body was examined. Most of the clones were examined during a lapse of one or two generations of laboratory cultivation, some of them also after about one year's cultivation. Different clutches from the same clone have shown identical relative increments but have differed in the length of the first instar.

The results are summarized in graph (Fig. 1). To avoid an accumulation of lines, the curves of different species are shifted one after the other each by one instar. To enable a better comparison of the relative increments of different species, and strains respectively, we connected the points corresponding to the length of the neonates and primiparae by a straight line, the slopes of the lines running from one point.

In the *pulex* group (the species were identified according to Hrbáček 1959), the following material was examined: *D. pulicaria* Forbes, strains from three ponds, the productivity of which ranged from 150 to 200 kg per ha, the fish stock varying from 300 to 400 specimens of carp per ha, *D. pulex* Deg., strains from two very productive small ponds, the productivity of which was about 600 kg per ha, the fish stock not exceeding 1000 specimens per ha, and from one very small unproductive pond, the fish stock of which was not determined, further

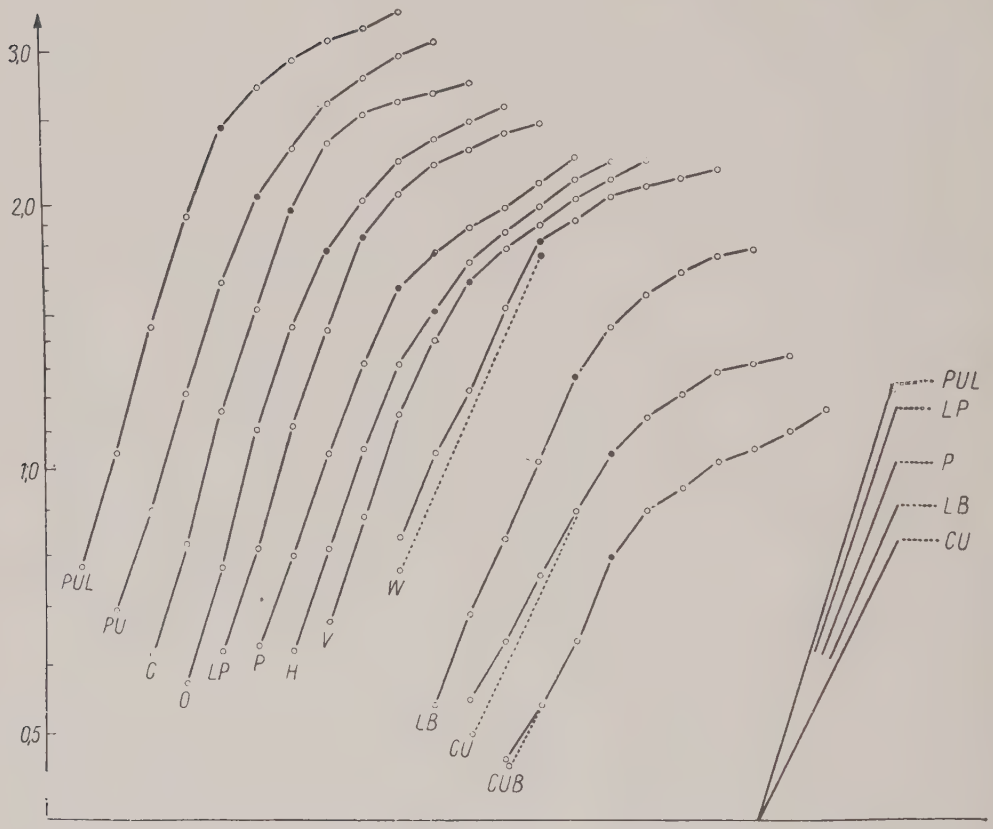


Fig. 1. Growth curves of different species and strains of the genus *Daphnia*.

On the *y* axis the mean length, on the *x* axis the individual instars are plotted. To avoid an accumulation of lines the beginning of each curve is shifted by one instar to the right. On the right side the slopes between the neonatae and the primiparae of selected species are drawn from one and the same point. PUL *Daphnia pulicaria* Forbes — pond V. Pálenec (Blatná); PU *Daphnia pulex* Degeer — pond Mažice (Blatná); C *Daphnia curvirostris* Eylman — temporary pond in the inundation area of the river Elbe (Čelákovice); O *Daphnia obtusa* Kurz — temporary pond (Dobříš); LP *Daphnia longispina* Müller — small pond Poltruba (Čelákovice); P *Daphnia hyalina* Leydig — small pond Poltruba (Čelákovice); H *Daphnia hyalina* Leydig — pond Hořejší (Blatná); V *Daphnia longispina* Müller — Great Vihorlat lake (Michalovce); W *Daphnia hyalina* Leydig — Windermere Lake (Windermere); LB *Daphnia longispina* Müller — small pond Babinecká (Čelákovice); CU *Daphnia cucullata* Sars — pond Hořejší (Blatná); CUB *Daphnia cucullata* Sars — small pond Bezednice (Čelákovice).

○ mean lenght of instars;
● mean lenght of primipars;
○----○ corrections for the lenght of the helmets.

D. obtusa KURZ from two pools, and *D. curvirostris* EYLMAN from two pools without any fish stock. *D. pulicaria* FORBES shows a somewhat greater increment than the species found in smaller water-bodies.

In the *longispina* group (the species were identified according to JOHNSON 1952), strains of *D. longispina* MÜLLER were examined from six ponds and lakes, the fish stock, however, could be roughly estimated only in three ponds. The increment of the clone from the very small pond Poltruba seems to be the representative of the populations living in competition with *D. pulicaria* FORBES and *D. hyalina* LEYDIG in ponds of low and intermediate productivity with a relatively low fish stock (up to about 1000 fish per ha). The relative increment of these clones is not significantly different from the relative increment of species of the *pulex* group living in smaller waterbodies. The clone from the Babinecká pond shows the smallest relative increment of all the examined clones of the *D. longispina* MÜLLER. It was found in a small pond in competition with *D. cucullata* SARS. The fish stock consists of a stunted perch population of unknown size, probably of the order of several thousands per ha. Increments of clones from other water-bodies (two mountain-lakes of Vihorlat in Slowakia, a tarn in North England, and the Lunzer Untersee in Austria) were found lying between the two extremes.

D. hyalina LEYDIG was examined from four ponds and lakes, the fish stock, however, could be estimated in three ponds only. The same stated in the Poltruba strain of *D. longispina*, may be applied to the Poltruba strain of *D. hyalina* LEYDIG, with the exception of its somewhat lower increment. The smallest increment in clones, originating from ponds, the fish stock of which could be roughly estimated, was found in clones originating from the pond Hořejši where besides the normal carp stock, coarse fish (mainly roach) propagated at such a rate that for the second half of the summer the fish stock could be estimated to several thousand specimens per ha. *D. hyalina* LEYDIG lives in the above-mentioned pond in competition with *D. cucullata* SARS. The smallest increment was found in a clone from one reservoir, where another clone with about the same increment as that of the clone from the Hořejši pond was discovered. This is the only case where two clones of the same species, however, of different increment were found in the same waterbody. In the fish stock of this reservoir unusually great differences in the growth of different specimens of the same species were found by FRANK 1959. In the Windermere Lake clones of intermediate growth increment between the two extremes were found.

D. cucullata SARS was investigated from two ponds, one of them was the already mentioned Hořejši pond, the other was the small pond Bezednice. In this pond the stunted populations of coarse fish are present, the stock of which may be estimated at several ten thousand per ha. *D. cucullata* SARS is the only species of the genus *Daphnia* resisting such a hard attack of fishes. As the decreasing length of the helmet in the early instars of this species could be considered as the real cause of the small increment, the length of the helmet was estimated, plotted in a graph, and connected with dotted lines. Even in having used this correction, the increment of *D. cucullata* SARS was found to be the lowest.

The highest increment was found in clones of species living in ponds with the smallest fish stock, the smallest increment in species living in ponds with the largest fish stock, the intermediate increment in ponds with an intermediate fish stock. These findings may be interpreted in this way that the larger fish stock protects dwarf and slow-growing strains or species of the genus *Daphnia* from being overgrown by larger and rapidly growing strains and species.

References

Banta, A. M., 1939: Studies on the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. Carnegie Inst. Washington Nr. 39, Dept. of genetics.

Frank, S., 1959: Wachstum der Plötze (Rutilus rutilus), des Güsters (Blicca björkna) und der Rotfeder (Scardinius erythrophtalmus) in der Talsperre von Slapy (Böhmen). Folia Zoologica **8**, 357—364.

Hrbáček, J., 1958: Typologie und Produktivität der teichartigen Gewässer. Verh. internat. Ver. Limn. **13**, 394—399.

— 1959: Über die angebliche Variabilität von Daphnia pulex L. Zoologischer Anzeiger **162**, 118—125.

Johnson, D. S., 1952: The British species of the genus Daphnia (Crustacea, Cladocera). Proc. Zool. Soc. London **122**, 435—462.

Dr. J. Hrbáček
Československá Akademie Věd
Biologický Ústav
Hydrobiologické odděleni
Praha 16, Vltavská 17

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	3	1960	359—380

Richard Kliffmüller

Institut für Seenforschung und Seenbewirtschaftung,
Langenargen am Bodensee

BEITRÄGE ZUM STOFFHAUSHALT DES BODENSEES (OBERSEE)[1] I.

Die in den Bodensee (Obersee) eingebrachten Schmutz- und Nährstoffe und ihr Verbleib (Versuch einer bilanzmäßigen Erfassung für 1958/59)

Inhaltsverzeichnis

1. Aufgabe 359
2. Hydrographie, Untersuchungsstellen, Zeitplan, allgemeine Angaben 360
3. Methodik 363
4. Die dem Bodensee (Obersee) zufließenden Stoffmengen (Untersuchung der 14 wichtigsten Zuflüsse 1958/59, Berechnung der zugeführten Stoffe im Mengen/Zeitmaß, Schwankungsbreite der Einzelmessungen, Durchschnittswerte Tabellen 1 bis 3a) 364
4.1 Biochemisch abbaubare organische Stoffe (BSB) 364
4.2 Chemisch oxydierbare organische Stoffe (Kaliumpermanganatverbrauch) 366
4.3 Chloride 366
4.4 Phenole 366
4.5 Stickstoffverbindungen 368
4.6 Phosphorverbindungen 368
5. Die Tages- und Jahresmengen der analysierten Stoffe für 1958/59 (Tabellen 4 bis 6) in den Zuflüssen und im Seerhein (Abfluß) 370
6. Die nichterfaßten Stoffmengen aus der Uferzone 372
7. Die durch die Fischerei dem See entzogenen Nährstoffe 373
8. Versuch einer Jahresbilanz für die biochemisch abbaubaren organischen Substanzen, für Stickstoff, Phosphor und Chloride 373
9. Auswirkung fortschreitender Eutrophierung auf die Wassergüte. Maßnahmen zur Verlangsamung des zeitlichen Eutrophierungsablaufs 377
10. Zusammenfassung 378
Bilanzkarte 1958/59 für den Bodensee (Obersee) 379
Literatur 379

1. AUFGABE

Die Bedeutung des Bodensees als Wasserspeicher für Millionen Menschen, für Industrie und Gewerbe, in seinen Anliegerstaaten einerseits und die nicht mehr übersehbaren Veränderungen seines chemisch-biologischen Zustandes im Laufe der letzten Jahrzehnte andererseits, haben eine Untersuchung zur Feststellung und zahlenmäßigen Erfassung der wichtigsten den natürlichen Stoffhaushalt des Bodensees belastenden Schmutzstoffe und Nährstoffe notwendig gemacht.

[1]) Die Forschungsaufgabe wurde mit Mitteln des Wirtschaftsministeriums Baden-Württemberg (Landesgewerbeamt) durchgeführt, dem auch an dieser Stelle gedankt wird.

Während biologisch-chemische Untersuchungen durch das hiesige Institut in den Jahren 1953–57 (WACHEK) vornehmlich die Gütekartierung des Bodensees und einiger Zuflüsse zum Ziele hatten und Einblick in den Sauerstoffhaushalt des Sees gaben, sollten durch den 1958/59 durchgeführten Forschungsauftrag die Minimumstoffe Phosphor und Stickstoff mit besonderer Berücksichtigung erfaßt werden. Weiterhin waren die mit den 14 wichtigsten Zuflüssen eingebrachten biochemisch abbaubaren organischen Stoffe (BSB), die chemisch oxydierbaren organischen Stoffe (Kaliumpermanganatverbrauch), Chloride und Phenole zu ermitteln.

Um Aussagen über den Verbleib einzelner Substanzen und ihre Auswirkung auf den Stoffhaushalt im Sinne einer Eutrophierung machen zu können, wurden die Zuflüsse auf deutscher Seite, auf österreichischer und schweizerischer Seite sowie die mit dem Seerhein abfließenden Stoffmengen analysiert. Aus dem Versuch einer Bilanz für den Bodensee (Obersee) lassen sich natürliche und von Menschenhand verursachte Änderungen in seinem Gütezustand erkennen und mögliche zukünftige Entwicklungen voraussehen. Auf die schädlichen Folgen der Eutrophierung des Sees für kommunale und industrielle Wasserversorgungen wird hingewiesen.

2. HYDROGRAPHIE, UNTERSUCHUNGSSTELLEN, ZEITPLAN, ALLGEMEINE ANGABEN

Nachstehend werden die 1958/59 untersuchten Bodenseezuflüsse und -abfluß mit Daten über Einzugsgebiete, Wasserführung[1]), Lage der Entnahmestellen u. a. einzeln aufgeführt:

Schweiz

1. Steinach

Einzugsgebiet an der Mündung etwa 25 km²;
mittlere Wasserführung 1958/59 vor Mündung: 0,40 m³/sec;
Entnahmestelle: 50 m vor Mündung, rechtsseitig.

Die Steinach nimmt die mechanisch und biologisch gereinigten Abwässer eines Teiles der Stadt St. Gallen (von rund 46000 Einwohnern) auf. Die Wasserführung wurde an den einzelnen Untersuchungstagen durch Messen der Strömungsgeschwindigkeit und des Flußquerschnittes ermittelt, bei höherer Wasserführung geschätzt.

2. Goldach

Einzugsgebiet an der Mündung etwa 45 km²;
mittlere Wasserführung 1958/59 vor Mündung: 0,77 m³/sec;
Entnahmestelle: 150 m vor Mündung, rechtsseitig.

Die Angaben über die Wasserführung 1958/59 beruhen auf Schätzungen.

3. Altrhein (Grenzfluß)

Mittlere Wasserführung 1958/59: 21,1 m³/sec;
Entnahmestelle: Bootsanleger Altenrhein, 100 m vor Mündung, linksseitig.

[1]) Für die Mitteilung der Wasserabflußmengen in den untersuchten Bodenseezuflüssen sei auch an dieser Stelle den Leitern der Rheinbauleitung Rorschach, des Landeswasserbauamtes Bregenz, des Wasserwirtschaftsamtes Ravensburg, der Landesstelle für Gewässerkunde beim Reg.-Präs. Nordbaden und des Straßen- und Wasserbauamtes Konstanz vielmals gedankt.

4. Arboner Ach

Durchschnittliche Wasserführung während der Untersuchungen: 0,2 m³/sec;
Entnahmestelle: 30 m vor Mündung, rechtsseitig.

An dieser Stelle wurde an fast allen Untersuchungstagen (außer vier) Rückstau beobachtet und auf die Probenahme verzichtet.

Österreich

5. Alpenrhein

Einzugsgebiet etwa 6560 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): 227,0 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 225,1 m³/sec;
Entnahmestelle: 500 m vor Mündung, Nähe Kieswerk Fussach, linksseitig.

6. Dornbirner Ach

Einzugsgebiet etwa 200 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): 3,05 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 5,63 m³/sec;
Entnahmestelle: 1000 m vor Mündung, rechtsseitig.

7. Bregenzer Ach

Einzugsgebiet etwa 800 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): 48,80 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 52,00 m³/sec;
Entnahmestelle: 300 m vor Mündung, rechtsseitig.

8. Laiblach-Werkkanal

Mittlere jährliche Wasserführung: 1,0 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 0,65 m³/sec;
Entnahmestelle: 50 m vor Mündung.

Der Wassermengenabfluß wurde durch Messungen der Strömungsgeschwindigkeit und des Bachquerschnitts ermittelt, bei hoher Wasserführung geschätzt.

Der Werkkanal zweigt innerhalb der Gemeinde Hörbranz von der Laiblach ab, durchläuft eine Wolldeckenfabrik und nimmt deren betriebliche und häusliche Abwässer auf. Er wird weiter genutzt zum Mahlwerkbetrieb einer Mühle und dient 250 m vor Mündung einer Stärke- und Stärkezuckerfabrik zur Abwassereinleitung.

Deutschland

9. Laiblach (Grenzfluß)

Einzugsgebiet etwa 102 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (ohne Laiblach-Werkkanal): 1,4 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59 (ohne Laiblach-Werkkanal): 2,38 m³/sec;
Entnahmestelle: 200 m vor Mündung, rechtsseitig.

10. Argen

Einzugsgebiet etwa 667 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (1921 bis 1950): 18,6 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung (1958/59): 11,69 m³/sec;
Entnahmestelle: 200 m unterhalb des letzten Argenwehres vor Mündung, links- und rechtsseitig.

11. Schussen

Einzugsgebiet etwa 825 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (1921 bis 1950): 10,5 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 7,82 m³/sec;
Entnahmestelle: 1200 m vor Mündung, linksseitig.

Bei vorherrschenden Westwindlagen machte sich der Rückstau bis fast zur Probeentnahmestelle bemerkbar.

12. Rotach

Einzugsgebiet etwa 134 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): 1,6 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 1,31 m³/sec;
Entnahmestelle: 100 m vor Mündung, Mitte.

13. Seefelder Aach

Einzugsgebiet etwa 300 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): 2,86 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 2,73 m³/sec;
Entnahmestelle: 200 m vor Mündung, linksseitig.

14. Stockacher Aach

Einzugsgebiet etwa 200 km²;
mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): 1,76 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 1,78 m³/sec;
Entnahmestelle: 40 m vor Mündung, Mitte.

Abfluß des Bodensees (Obersee)

15. Seerhein

Mittlere jährliche Wasserführung (nach Kiefer): etwa 350 m³/sec;
mittlere jährliche Wasserführung 1958/59: 358 m³/sec.

Die Untersuchungen begannen mit einer Voruntersuchung an der Schussen im Juli 1958. Bei dieser wurden für die Lage der Entnahmestellen wichtige Hinweise erhalten. Etwa 3 km oberhalb der Mündung lagen die Werte der organischen Stickstoffverbindungen noch um 30 % höher als in einer 1200 m vor der Mündung entnommenen Wasserprobe. Aus diesem Grunde sind alle Entnahmestellen möglichst weit an die Mündungen gelegt worden unter Berücksichtigung des Rückstaus.

Insgesamt wurden 22 Untersuchungsserien (bis Anfang August 1959) durchgeführt, das bedeutet, alle Entnahmestellen bzw. Zuflüsse und der Seerhein (außer Nr. 4) sind sechzehnmal untersucht worden. Die Zahl der Gesamtanalysen betrug 228.

Bei der Probenahme wurden Wochentage und Tageszeiten weitgehend variiert. Während es im Sommerhalbjahr möglich war, die Entnahme an allen Stellen an einem Tage (mit Hilfe eines PKW) durchzuführen, konnten im Winterhalbjahr im allgemeinen nur jeweils neun oder fünf Entnahmen an einem Tage vorgenommen werden.

Die während der warmen Jahreszeit intensiveren Selbstreinigungsvorgänge und damit verbundenen Veränderungen der Konzentrationsverhältnisse der Schmutzstoffe wurden mit häufigeren Probenahmen berücksichtigt. Es sei aber schon hier

darauf hingewiesen, daß die für den Stoffmengenabfluß im Jahr errechneten Durchschnittswerte keine exakten Mittelwerte darstellen, die praktisch nie erreicht werden können und mit größter Annäherung nur mit einem ganz erheblich größeren Einsatz an Arbeitskräften und Material festzustellen wären. Immerhin geben die ermittelten Werte erstmalig ein genaues Überschlagsbild.

3. METHODIK

Bei den Untersuchungen der Bodenseezuflüsse 1958/59 wurden die gleichen analytischen Methoden angewandt (zum Teil verbessert und ergänzt) wie bei einem 1957/58 im Auftrage des Bundeswirtschaftsministeriums, des Innenministeriums Baden-Württemberg und der Energieversorgung Schwaben erstellten Sachverständigengutachten (Chemischer Teil, KLIFFMÜLLER). Einer Koordinierung der Untersuchungsmethoden, wie sie WIESER 1956 vorschlug, ist weitgehend entsprochen worden.

Im einzelnen wurde nach folgenden Methoden gearbeitet.

Temperatur: gemessen mit dem Schöpfthermometer, $^1/_{10}$ Grad Ablesemöglichkeit

pH-Wert: a) elektrometrisch, b) mit Lyphanpapier

Sauerstoff: a) nach WINKLER und verbessertes Korrektionsverfahren, b) Joddifferenzverfahren nach OHLE (1953) bei stark verunreinigten Zuflüssen

Die Proben wurden in Sauerstoff-Flaschen unter Wasser transportiert.

BSB_2 (Zehrung innerhalb 48 h): Bebrütung der Wasserproben bei 20° C, Bestimmung des Sauerstoffs nach WINKLER

BSB_5: Verdünnungsmethode; Ansetzen mehrerer Verdünnungen der betreffenden Wasserprobe mit belüftetem Verdünnungswasser. Letzteres wurde aus Leitungswasser mit Zusatz von Eisen(III)chlorid, Calciumchlorid, Magnesiumsulfat und Phosphatpufferlösung nach Angaben der amerikanischen Einheitsverfahren hergestellt

Kaliumpermanganatverbrauch: nach KUBEL-TIEMANN in saurer Lösung

Ammoniumstickstoff: mit Nessler' Reagenz nach ZIMMERMANN, Photometrische Wasseranalysen 1957

Nitritstickstoff: Reaktion nach GRIESS-ILOSVAY, Vorschrift nach WATTENBERG, Cons. Int. Explor. de la Mer Rapp. et Proc. Verb. C III, 5, 1937

Nitratstickstoff: nach der Natriumsalicylat-Methode (SCHERINGA 1930), Schweizer Lebensmittelhandbuch, S. 203. Bei Störung (Sulfitablauge, Kohlehydrate) wurden Parallelproben ohne Natriumsalicylatzusatz analysiert.

Organischer Stickstoff (gesamter): Aufschlußmethode nach NÜMANN; anschließende Destillation im Mikro-Kjeldahl-Apparat nach PREGL; photometrische Bestimmung des überdestillierten Ammoniaks nach ZIMMERMANN

Gelöster organischer Stickstoff: Bestimmung wie beim gesamten organischen Stickstoff; im membranfiltrierten Wasser (Membranfilter Co 5)

Phosphat-Phosphor: Molybdänblau-Methode nach KALLE

Gesamt-Phosphor: Aufschlußmethode nach OHLE (1938)

Gelöster organischer Phosphor: Bestimmung wie Gesamt-Phosphor im membranfiltrierten Wasser

Wasserdampfflüchtige Phenole: Destillations- und Extraktionsmethode nach BUCKSTEEG und DIETZ

Chloride: nach der Quecksilber(II)nitrat-Methode, modifiziertes Verfahren von VOTOCEK-CLARKE 1950

Bei der Berechnung der Sauerstoff-Prozentwerte vom Sättigungswert wurde der dem mittleren Ortsdruck entsprechende Gesamtdruck der bei der Temperatur des Wassers wasserdampfgesättigten Atmosphäre zugrunde gelegt, um allgemein anwendbare und vergleichbare Werte der Sauerstoffsättigungskonzentration zu erhalten (SCHMASSMANN).

Sämtliche photometrischen Bestimmungen wurden im ELKO-II-Photometer, die Analysen von $P(PO_4)$, $N(NH_4)$ und $N(NO_2)$ im filtrierten Wasser (Membranfilter Co 5) ausgeführt.

4. DIE DEM BODENSEE (OBERSEE) ZUFLIESSENDEN STOFFMENGEN

Während die allgemein geübte Praxis der Wiedergabe von Analysenbefunden als Konzentration in bestimmten Fällen, wie Gehalt des Wassers an gelöstem Sauerstoff, an biochemisch abbaubaren organischen Stoffen, an Chloriden und anderen Gütefaktoren, den Verunreinigungszustand des betreffenden Gewässers erkennen läßt, können nur mit Einbeziehung der Wasserführung Aussagen über die Mengen der im Vorfluter transportierten Schmutzstoffe gemacht werden. Auch Vergleiche zu verschiedenen Untersuchungszeitpunkten sind nur möglich, wenn die gesuchten Stoffe oder Verbindungen im Mengen/Zeitmaß erfaßt werden, es sei denn, alle Untersuchungen wären bei gleichen Abflußverhältnissen ausgeführt worden.

Diese Methode der Erfassung im Mengen/Zeitmaß wurde bei den vorliegenden Untersuchungen angewandt, und zum Vergleich sind die Einzelbelastungen der Zuflüsse wie auch die Gesamtbelastung an biochemisch abbaubaren organischen Substanzen, an chemisch oxydierbaren organischen Stoffen (Kaliumpermanganatverbrauch, PV), an Chloriden und Phenolen sowie an Stickstoff- und Phosphorverbindungen in den Tabellen 1 bis 3a niedergelegt. Um einen Überblick über die Schwankungsbreite, wie sie an den einzelnen Untersuchungstagen angetroffen wurde, möglich zu machen, wurden außer den Durchschnittswerten auch die Höchst- und Niedrigstmengen angegeben. Die Höchstmengen sind zum großen Teil bei einer (einzigen) Hochwasseruntersuchung ermittelt worden.

Wenn man die unter Abschnitt 2 angegebenen mittleren jährlichen Abflußwerte mit den 1958/59 beobachteten vergleicht, lassen sich bei den Hauptzuflüssen Alpenrhein und Bregenzer Ach und dem Abfluß Seerhein keine wesentlichen Unterschiede feststellen. Bei Argen und Schussen war dagegen der Wasserabfluß geringer als im Mittel der Jahre 1921 bis 1950. Der Wassermengenabfluß aus dem See lag im Untersuchungsjahr höher als die Summe der mit den Flüssen eingebrachten Wassermengen. Der höhere Abfluß hatte ein beachtliches frühzeitiges Absinken des Seespiegels um etwa 150 cm zur Folge.

4.1 Biochemisch abbaubare organische Stoffe (BSB)

Kennzeichnend für den Trophiegrad eines Gewässers, für den Ablauf der Selbstreinigungsvorgänge im wünschenswert oxydativen Bereich sind seine Sauerstoffverhältnisse (Sauerstoffgehalt, Sättigung bzw. Defizit, biochemischer Sauerstoffbedarf).

Untersuchungen in den letzten Jahren (Fast, Muckle, Wachek) lassen den Rückgang der Sauerstoffsättigungskonzentrationen im Hypolimnion gegenüber früheren Befunden von Auerbach, Märker und Schmalz sowie Elster und Einsele erkennen. Wachek errechnete die Zunahme des Sauerstoffdefizits seit 1920/25 im ganzen Obersee für die Zeit der Homothermie nach Beendigung der Vollzirkulation mit etwa 60000 t Sauerstoff.

Die mit den Zuflüssen eingebrachten Sauerstoffmengen sollen in ihrer Auswirkung auf den Sauerstoffhaushalt des Sees in einem besonderen Beitrag behandelt werden.

Beim Vergleichen der BSB_2-Belastung (s. Tabelle 1) durch die einzelnen Zuflüsse stellt sich heraus, daß der Alpenrhein etwa 53% der Gesamt-BSB-Belastung einbringen würde, Schussen und Argen zusammen aber nur 19%. Nach Wachek tritt der Alpenrhein mit Güteklasse II, die Schussen dagegen mit Güteklasse IV

Tabelle 1. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Höchst-, Niedrigst- und Durchschnittswerte; Zu- und Abflußmengen (g/sec)

Zufluß	BSB_2			Eigen-BSB_2	Zusatz-BSB_2
	H	N	D	D	D
Steinach	21,6	0,65	4,82	0,43	4,39
Goldach	7,0	0,08	1,71	0,84	0,87
Arboner Ach . . .	1,24	0,6	0,96	0,21	0,75
Altrhein	63,3	6,24	34,6	23,21	11,4
Alpenrhein	578	28,3	237,9	247,6	0
Dornbirner Ach . .	36,6	2,52	10,6	6,19	4,4
Bregenzer Ach . .	398	4,55	55,75	57,2	0
Laiblach-Werkkanal	(13,3)	0,97	6,46	0,72	5,74
Laiblach	25,7	0	3,33	2,61	0,72
Argen	182	7,9	39,9	12,86	27,0
Schussen	138,8	19,7	45,1	8,60	36,5
Rotach	8,1	0,59	3,42	1,45	1,97
Seefelder Aach . .	10,9	0,01	3,86	3,00	0,86
Stockacher Aach .	6,32	0	2,76	1,96	0,80
Summe	1490,8	73,0	451,2	366,9	95,4
Abfluß					
Seerhein	816	192	380,8	394	0

und die Argen mit Güteklasse III (Kartierung nach der Münchner Methode) in den See ein. Auf Grund zahlreicher chemischer Untersuchungen auch in früheren Jahren (Schussen und Argen) ist die Schussen als am stärksten verunreinigt anzusehen, die Argen etwas weniger. Der Alpenrhein weist ganzjährlich sehr gute Sauerstoffverhältnisse auf, geringe Mengen an chemisch oxydierbaren organischen Stoffen (noch unter Trinkwasseranforderung), ausgenommen während des Schmelzwasserabflusses, eine günstige Stickstoffbilanz, ist also praktisch kaum verunreinigt. Diese Feststellung besagt das Gegenteil des obigen BSB_2-Befundes und hat zu der Überlegung geführt, daß die BSB-Last des Alpenrheins — für die Bregenzer Ach trifft das auch zu —, nicht voll angerechnet werden kann, wenn man die BSB-Lasten der Zuflüsse miteinander vergleicht und die Gesamtlast für den Bodensee berechnet. Diese Betrachtungen wurden bereits bei den chemischen Jahresuntersuchungen von Schussen und Argen 1957/58 (Kliffmüller) angestellt.

Jedes Oberflächengewässer, auch ein reines, besitzt einen biochemischen Sauerstoffbedarf, der durch die Stoffwechselvorgänge der Mikroorganismen beim Abbau gewässereigener organischer Substanz bedingt ist. Dieser BSB wird als „Eigen-BSB" bezeichnet und soll als ein in jedem Falle gesondert zu bestimmender Wert angesehen werden. Belastet werden hinsichtlich seiner Sauerstoffverhältnisse kann ja streng genommen ein Gewässer nur dann, wenn seine Zuflüsse höhere Konzentrationen an biochemisch abbaubaren Schmutzstoffen einbringen als im Gewässer vorliegen. Diese BSB-Belastung wird als „zusätzlicher" oder „Zusatz-BSB" bezeichnet. So haben Messungen des BSB_2 an den sauberen Oberläufen der Schussen und Argen ergeben, daß als durchschnittlicher Eigen-BSB bei Berechnung der BSB-Last durch die beiden Flüsse 1,2 bzw. 1,1 mg/l O_2 anzusetzen war. Für die vorliegende Auswertung wurde der Eigen-BSB auf Messungen im See bezogen

(1,1 mg/l O_2). Mit anderen Worten, wenn ein Zufluß wie der Alpenrhein mit einer zweitägigen Zehrung von 1,1 mg/l in den Obersee eintritt, bewirkt diese BSB-Menge keine Erhöhung des Sauerstoffbedarfs im See.

Zieht man den Eigen-BSB_2 von der BSB_2-Fracht aller untersuchter Zuflüsse ab, so ergibt sich 1958/59 ein durchschnittlicher Zusatz-BSB_2 von 95,5 g/sec O_2 für den Obersee. Demgegenüber betrug die unkorrigierte BSB_2-Fracht 451,3 g/sec O_2. Welche Zuflüsse sich an der Erhöhung des biochemischen Sauerstoffbedarfs vornehmlich beteiligen, ist aus Tabelle 1 zu ersehen. An erster Stelle stehen Schussen mit 36,5 g/sec und Argen mit 27,0 g/sec, dann folgen Altrhein (11,4 g/sec) und Laiblach-Werkkanal (5,74 g/sec). Dornbirner Ach und Steinach treten praktisch mit gleicher Zusatz-BSB-Last von 4,4 g/sec Sauerstoff ein. Alpenrhein und Bregenzer Ach bringen keine Zusatz-BSB-Last in den See.

4.2 Chemisch oxydierbare organische Stoffe (Kaliumpermanganatverbrauch)

Wenn es auch seit langem üblich ist, die organischen Substanzen im Wasser durch chemische Oxydation zu bestimmen und ihre Menge in mg/l Kaliumpermanganat auszudrücken, sollte dieser Konventionsmethode zur Beurteilung der Gewässerbelastung weniger Wert beigemessen werden. Für bestimmte technische Aufgaben in der Abwasserbeseitigung kann sie allerdings wohl kaum entbehrt werden. Der Kaliumpermanganatverbrauch des Sulfitzellstofflauge-haltigen Schussen- oder Argenwassers kann nicht mit dem der Steinach, die vorwiegend mechanisch-biologisch gereinigte Abwässer führt, oder mit dem des Alpenrheins verglichen werden. So hat Haupt, wie Czensny 1951 berichtete, schon 1935 festgestellt, daß der PV-Rückgang im häuslichen Abwasser mit fortschreitendem aeroben Abbau wesentlich stärker als der im Sulfitzellstoffabwasser ist und daß letzteres, am Kaliumpermanganatverbrauch gemessen, sich weniger schädlich auf den Sauerstoffhaushalt eines Gewässers auswirkt als ein häusliches Abwasser gleichen Permanganatverbrauchs.

Argen und Schussen bringen erhebliche Mengen — 1264 g/sec und 1693 g/sec $KMnO_4$ — im PV sich anzeigender organischer Stoffe in den See, die nur einem allmählichen biochemischen Abbau zugänglich sind. Die Gesamtzufuhr, nach dem oben Gesagten mit Vorbehalt zu betrachten, an chemisch oxydierbaren organischen Stoffen betrug durchschnittlich 7672 g/sec $KMnO_4$ (s. Tabelle 2).

4.3 Chloride

Alpenrhein, Bregenzer Ach, Schussen und Altrhein führten etwa 84 % der Gesamt-Chlorid-Fracht dem Obersee zu (s. Tabelle 2). Die Argen mit einem Einzugsgebiet von 667 km² transportierte mit 57,6 g/sec Cl' fast ebensoviel in den See wie die Stockacher Aach mit nur 200 km² Einzugsgebiet. Hier machte sich bei letzterer der Einfluß chloridhaltiger industrieller Abwässer deutlich bemerkbar.

4.4 Phenole

Die Phenole stellen in bezug auf die Trinkwasserversorgung eine sehr wichtige chemische Stoffklasse dar. Unter Umständen macht ihr verstärktes Auftreten eine Änderung oder aufwendige Neueinrichtung der Entkeimungsanlagen erforderlich. Schon in Konzentrationen von 0,0008 mg/l können o- und p-Kresol Geschmacks-

Tabelle 2. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Höchst-, Niedrigst- und Durchschnittswerte; Zu- und Abflußmengen (g/sec)

Zufluß	PV			Chloride			Phenole		
	H	N	D	H	N	D	H	N	D alle <
Steinach	66,0	2,8	15,9	38,0	1,6	11,1	0,04	0,01	0,009
Goldach	105	0,36	16,6	18,4	0,1	3,8	0,03	0	0,006
Arboner Ach	8,4	2,6	5,1	1,62	0,6	1,2	0,002	0,001	0,001
Altrhein	1042	78	325,5	272,5	11,4	84,5	0,432	0	0,102
Alpenrhein	12130	342	2493	4390	51,6	684,3	3,55	0	0,871
Dornbirner Ach	1068	35,2	142,3	91,5	3,4	20,9	0,153	0	0,031
Bregenzer Ach	18050	35,0	1443	2635	(0)	215,7	3,06	0	0,383
Laiblach-Werkkanal	867	3,2	110,9	9,6	0,40	3,2	0,06	0	0,008
Laiblach	553	5,1	54,4	31,7	1,2	6,9	0,099	0	0,010
Argen	5160	435	1264	101,1	26,2	57,6	0,598	0	0,108
Schussen	3450	1030	1693	219,5	73,0	111,6	0,792	0,026	0,110
Rotach	107	5,3	26,0	38,9	4,1	14,4	0,107	0	0,014
Seefelder Aach	122,4	13,1	47,7	56,7	12,8	30,4	0,159	0	0,021
Stockacher Aach	129	14,5	34,8	101,3	11,0	55,2	0,045	0	0,011
Summe	42759	2002	7672	8006	197,2	1301	9,12	0,038	<1,685
Abfluß									
Seerhein	7420	1760	4524	2690	190	1155	7,5	0	<1,78

PV = Kaliumpermanganatverbrauch

beeinträchtigungen im gechlorten Trinkwasser hervorrufen (Buckstег und Dietz). Im Alpenrhein hat 1956 Wieser mit einer Direktbestimmungsmethode 0,011 bis 0,028 mg/l, im Obersee 0,010 mg/l bis 0,028 mg/l Phenole festgestellt.

Die eigenen Bestimmungen mit dem für die neuen Einheitsmethoden von Buckstег vorgeschlagenen Extraktionsverfahren nach Wasserdampfdestillation ergaben Phenolwerte zwischen 0 und 0,01 mg/l Phenol (s. Tabelle 2). Der Gesamtzufluß betrug noch unter 1,7 g/sec für den ganzen Obersee. Weitere Überlegungen sollen erst bei der Bilanz angestellt werden.

4.5 Stickstoffverbindungen

Die entscheidende Rolle für die Verwandlung eines Sees vom oligotrophen in den eutrophen Zustand spielen die Stickstoff- und Phosphorverbindungen. Ihnen ist die Düngewirkung, die Ausbildung von Algenmassenpopulationen zuzuschreiben. Oft sind nicht beide Stoffklassen in ausreichender Menge vorhanden; das Ausmaß der Produktion organischer Substanz bestimmt dann der Stoff, der im „Minimum" vorliegt. Um es schon vorwegzunehmen: für den Bodensee (Obersee) die Phosphorverbindungen.

Die durchschnittliche Gesamtzufuhr an Stickstoffverbindungen 1958/59 betrug 283,8 g/sec N. Hierbei waren, wie aus Tabelle 3 hervorgeht, der Alpenrhein mit 53 %, die Bregenzer Ach mit 18 % und der Altrhein mit 8 % beteiligt. Der Nitratstickstoffanteil an der Gesamtzufuhr lag um 47 % (Tabelle 3a). Bei den restlichen 53 % handelt es sich vorwiegend um organische Stickstoffverbindungen (Ausnahmen Steinach und Schussen mit hohen Ammoniumstickstoffbeträgen).

4.6 Phosphorverbindungen

Das Verhältnis N : P im häuslichen Abwasser beträgt 9,1 : 1 (Husmann). Errechnet man für die Zuflüsse die Verhältniszahlen N/P, so lassen sich aus einer Aufstellung, wie in Tabelle 3, wichtige Schlüsse bezüglich ihres Beitrages zur Belastung des Sees mit N- oder P-Verbindungen ziehen.

Die natürliche Verhältniszahl eines reinen Gewässers liegt über 9,1 und nimmt theoretisch den Wert ∞ an, wenn man die hohe Bodenadsorption des Phosphates als primär vorliegender P-Verbindung berücksichtigt - dies trifft für Moorwässer in kalkarmen Gebieten nicht zu -, während die N-Verbindungen immer geformt oder gelöst vorhanden sind. Es müßten also Flüsse, die vorwiegend häusliches Wasser aufnehmen, um 9 liegende Verhältniszahlen aufweisen. Das N/P-Verhältnis kann aber durch einseitige Zufuhr von P unter 9, durch Bodenadsorption, durch Ausfällung von Phosphaten (Kalzium-, Eisen-III-Phosphat) oder Zufuhr von N infolge Felderausschwemmung weit über 9 verschoben werden.

Für den Bodensee bewirkt ein Zufluß mit einer Verhältniszahl unter 9 eine stärkere Belastung mit Phosphorverbindungen, als häusliche Abwässer bei direktem Einleiten verursachen würden. Dies wären nach Tabelle 3 Dornbirner Ach, Steinach, (Bregenzer Ach), Arboner Ach, Laiblach-Werkkanal, (Alpenrhein) und (Altrhein). Während bei der Steinach, Dornbirner und Arboner Ach und im Laiblach-Werkkanal die zunehmende Verwendung phosphatreicher moderner Waschmittel eine Rolle spielen dürfte, wird die Höhe der Gesamtphosphorverbindungen im Alpenrhein, Altrhein und Bregenzer Ach in der Hauptsache durch ungelöste anorganische P-Verbindungen (Geschiebeteilchen) bestimmt. Letztere werden bei der angewandten Aufschlußmethode miterfaßt. Es ist schwierig zu

Tabelle 3. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Höchst-, Niedrigst- und Durchschnittswerte; Zu- und Abflußmengen (g/sec)

Zufluß	Gesamt-N			Gesamt-P			Verhältniszahl
	H	N	D	H	N	D	N/P
Steinach . . .	10,78	0,656	3,541	2,35	0,224	0,889	4,0
Goldach . . .	5,442	0,016	1,413	0,946	0,001	0,196	7,2
Arboner Ach .	0,841	0,129	0,530	0,191	0,048	0,126	4,2
Altrhein . . .	57,70	7,473	22,07	25,85	0,496	3,795	5,8
Alpenrhein . .	398,3	37,08	149,4	231,5	0,63	30,24	4,9
Dornbirner Ach.	29,01	1,806	6,58	16,78	0,202	1,739	3,8
Bregenzer Ach.	479,2	4,417	51,84	153,0	0	13,0	4,0
Laiblach-Werkkanal	8,715	0,205	2,109	2,625	0,036	0,476	4,4
Laiblach . . .	36,29	0,499	3,746	4,16	0,007	0,371	10,0
Argen	40,58	3,747	14,21	12,28	0,158	1,799	7,9
Schussen . . .	50,57	6,305	13,64	5,80	0,581	1,789	7,6
Rotach	13,65	0,777	3,624	1,113	0,105	0,355	10,0
Seefelder Aach.	13,25	2,115	6,245	0,884	0,066	0,305	20,5
Stockacher Aach	8,489	0,749	4,821	0,810	0,102	0,267	18,1
Summe	1152,8	65,97	283,77	458,29	2,66	55,35	
Abfluß							
Seerhein . . .	433,3	144,8	266,2	95,4	4,2	21,74	12,2

Verhältniszahl N/P = häusliche Abwasser 9,1 (Husmann)

Tabelle 3a. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Höchst-, Niedrigst- und Durchschnittswerte; Zu- und Abflußmengen (g/sec)

Zufluß	Nitrat-N			Phosphat-P			Verhältniszahl
	H	N	D	H	N	D	N/P
Steinach . . .	4,04	0,062	0,916	2,1	0,006	0,609	1,5
Goldach . . .	3,75	0,002	0,808	0,210	0,001	0,057	14,2
Arboner Ach .	0,345	0,042	0,181	0,105	0,003	0,067	2,7
Altrhein . . .	32,25	3,595	11,44	0,917	0,062	0,384	29,8
Alpenrhein . .	152,6	20,7	77,80	8,43	0	1,444	54,0
Dornbirner Ach	12,40	0,504	2,956	0,810	0,008	0,107	27,6
Bregenzer Ach.	59,6	3,535	16,069	0,784	0,015	0,195	82,4
Laiblach-Werkkanal	2,94	0	0,565	0,90	0	0,094	6,0
Laiblach . . .	22,95	0,216	2,434	0,733	0	0,066	36,9
Argen	20,5	0,395	5,805	0,221	0,016	0,075	77,5
Schussen . . .	27,7	0	4,406	1,008	0,078	0,405	9,8
Rotach	9,82	0,346	2,187	0,340	0,057	0,147	14,9
Seefelder Aach.	11,01	1,391	4,890	0,213	0,021	0,078	62,8
Stockacher Aach	6,82	0,214	3,654	0,192	0,051	0,099	36,9
Summe	166,7	31,0	134,1	16,96	0,318	3,827	
Abfluß							
Seerhein . . .	305	95	176,9	4,8	0	1,677	105,6

sagen, wieweit diese mineralischen P-Verbindungen (Anteil?) in den Stoffhaushalt eingehen. Wenn auch Phosphorit $Ca_3(PO_4)_2$ und die Apatite $3\,Ca_3(PO_4)_2 \cdot Ca(Cl, F)_2$ zu den sehr schwer löslichen Salzen gehörten, wird sich auf längere Zeit hin infolge hydrolytischer Vorgänge, zudem im natürlichen Milieu, ein Ionengleichgewicht herausbilden und $P(PO_4)$ verfügbar werden.

In den See flossen 1958/59 mit den Zuflüssen durchschnittlich 55,35 g/sec P an Phosphorverbindungen ab. Das für das Phytoplankton unmittelbar verwendbare $P(PO_4)$ betrug 7% hiervon.

Was die Zufuhr an Phosphatphosphor betrifft (s. Tabelle 3a), wirkte sich der Alpenrhein am nachhaltigsten auf den Nährstoffhaushalt des Sees aus, da er mit 1,44 g/sec $P(PO_4)$ fast 38% der Gesamtzufuhr an $P(PO_4)$ einbringt. Die durchschnittlich nur 0,40 m^3/sec Wasser aufweisende Steinach führt 42% der vom Alpenrhein (225,1 m^3/sec) und den dreifachen Betrag der durch die Bregenzer Ach transportierten $P(PO_4)$-Mengen ab. Auch die Schussen ist hier zu erwähnen, die doppelt soviel $P(PO_4)$ wie die Bregenzer Ach und 28% der vom Alpenrhein eingebrachten Mengen abfließen ließ. Den See belasten somit hinsichtlich seines Phosphathaushaltes am meisten (Abnahme der Belastung in fortschreitender Reihenfolge): Alpenrhein, Steinach, Schussen, Altrhein, Bregenzer Ach und Rotach.

5. DIE TAGES- UND JAHRESMENGEN DER ANALYSIERTEN STOFFE FÜR 1958/59 IN DEN ZUFLÜSSEN UND IM SEERHEIN (ABFLUSS)

Mit der Schätzung der Tages- und Jahresmengen der verschiedenen zufließenden Stoffe sollten ungefähre Durchschnittswerte gewonnen werden, um einen Überblick zu erhalten, welche Größenordnungen in der Stoffbilanz des Bodensees zu erwarten sind. Die Schätzwerte sind in den Tabellen 4 bis 6 wiedergegeben.

Für die einzelnen Zuflüsse (mit Ausnahme von Nr. 4) liegen jeweils sechzehn Untersuchungen vor. Wie schon erwähnt, können diese Daten nur einen Durchschnittswert vermitteln. Während die Tagesmenge von der Konstanz der gemessenen Konzentrationen oder dem Zufall des Probenahmezeitpunkts abhängig ist, kommen bei der Berechnung der Jahresmengen noch weitere Unsicherheitsfaktoren hinzu.

An Hand zweier Beispiele wurde untersucht, wieweit auf zwei verschiedenen Wegen errechnete Jahresmengen für den BSB_2 an Stelle 1 (Steinach) und für die Chloride an Stelle 15 (Seerhein) voneinander differierten. Bei der ersten Berechnungsart wurde angenommen, daß in der Zeit vor und nach dem betreffenden Untersuchungstag gleiche Wasserführung geherrscht hat. Die Zeitspannen zwischen zwei Untersuchungen wurden zu gleichen Abständen aufgeteilt und die im Zeitraum um den Untersuchungstag zu- und abgeführten Stoffmengen aus den analysierten Konzentrationen errechnet. Die zweite Berechnungsart ging von den Werten des durchschnittlichen Abflusses aus, die mit dem Zeitfaktor multipliziert wurden.

Der Unterschied der Ergebnisse für den BSB_2 der Steinach betrug 1,2% (die zweite Berechnungsart hatte das höhere Ergebnis). Für den Chloridabfluß am Seerhein wurden nach der ersten Methode 6,3% weniger als nach der zweiten gefunden. Was die Genauigkeit der Methoden betrifft, so sind beide mit Unsicherheitsfaktoren behaftet, so daß im Grunde keine den Vorzug verdient. Die nachfolgenden Schätzwerte wurden aus den mit dem Zeitfaktor multiplizierten Abflußmengen errechnet

Tabelle 4. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Zu- und Abflußmengen-Schätzungen

Zufluß	Gesamt-BSB_2		Zusatz-BSB_2
	kg/Tag	t/Jahr	t/Jahr
Steinach	416	152	139
Goldach	148	54	26
Arboner Ach	83	30	24
Altrhein	2 990	1 091	360
Alpenrhein	20 550	7 500	0
Dornbirner Ach	920	336	139
Bregenzer Ach	4 820	1 760	0
Laiblach-Werkkanal	559	204	181
Laiblach	288	105	23
Argen	3 445	1 258	852
Schussen	3 900	1 422	1 152
Rotach	296	108	62
Seefelder Aach	334	122	27
Stockacher Aach	239	87	25
Summe	38 988	14 229	3 010
Abfluß			
Seerhein	32 900	12 010	0

Tabelle 5. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Zu- und Abflußmengen-Schätzungen

Zufluß	PV		Chloride		Phenole	
	kg/Tag	t/Jahr	kg/Tag	t/Jahr	kg/Tag	t/Jahr
Steinach	1 373	501	955	349	0,8	0,3
Goldach	1 434	523	325	119	0,5	0,2
Arboner Ach	440	161	102	37	0,1	0,03
Altrhein	28 100	10 260	7 300	2 665	8,8	3,2
Alpenrhein	215 200	78 600	59 100	21 550	75	27
Dornbirner Ach	12 300	4 490	1 805	659	2,7	1,0
Bregenzer Ach	124 680	45 510	18 620	6 800	33	12
Laiblach-Werkkanal	9 580	3 495	274	100	0,7	0,3
Laiblach	4 700	1 715	593	217	0,9	0,3
Argen	109 300	39 930	4 980	1 818	9,3	3,4
Schussen	146 300	53 400	9 650	3 520	9,5	3,5
Rotach	2 245	819	1 245	454	1,2	0,4
Seefelder Aach	4 121	1 504	2 627	959	1,8	0,7
Stockacher Aach	3 009	1 098	4 769	1 741	1,0	0,4
Summe	662 782	242 006	112 345	40 988	145,3	53
Abfluß						
Seerhein	391 000	142 800	99 800	36 420	153	56

PV = Kaliumpermanganatverbrauch

Tabelle 6. Bodenseezuflüsse (Obersee) 1958/59, Zu- und Abflußmengen-Schätzungen

Zufluß	Gesamt-N		Gesamt-P	
	kg/Tag	t/Jahr	kg/Tag	t/Jahr
Steinach	306	112	77	28
Goldach	122	45	17	6
Arboner Ach	46	17	11	4
Altrhein	1906	696	328	120
Alpenrhein	12908	4714	2615	955
Dornbirner Ach	569	208	150	55
Bregenzer Ach	4479	1635	1123	410
Laiblach-Werkkanal	182	67	41	15
Laiblach	324	118	32	12
Argen	1228	448	156	57
Schussen	1179	430	155	57
Rotach	313	114	31	11
Seefelder Aach	540	197	26	10
Stockacher Aach	417	152	23	8
Summe	24519	8953	4785	1748
Abfluß				
Seerhein	23002	8396	1879	686

Wenn der Abfluß einen BSB_2 von 12000 t jährlich aufweist und dem Seerhein ein maximaler Eigen-BSB_2 von 12400 t zugebilligt werden, geht daraus hervor, daß mit dem Abfluß des Obersees rechnerisch keine den Sauerstoffhaushalt des Untersees zusätzlich belastende organische Substanzen in den Untersee eingebracht werden. Tatsächlich dürfte es sich aber doch so verhalten, daß ein Teil der in den Untersee eingebrachten organischen Partikel (Phyto- und Zooplankton u. a.) dort sedimentiert.

Die zusätzliche Belastung des Obersees durch den biochemischen Abbau organischer Stoffe aus den Zuflüssen wurde auf etwa 3000 t/Jahr geschätzt (s. Tabelle 4). Die Jahresmengen aller Zuflüsse zusammen an Stickstoffverbindungen betrugen etwa 9000 t N, an Phosphorverbindungen etwa 1700 t P, an Chloriden etwa 41000 t Cl' und an Phenolen unter 53 t (s. Tabellen 5 und 6).

Täglich dürften den See über die Zuflüsse chemisch oxydierbare Substanzen in der Höhe von 663 t $KMnO_4$ erreichen, das sind im Jahre 240000 t (s. Tabelle 5). Was die Belastung durch die einzelnen Zuflüsse angeht, so gilt hier das gleiche wie bei der Besprechung der Durchschnittswerte in Abschnitt 4.1 bis 4.6. Mit dem Abfluß verlassen den Obersee täglich 391 t $KMnO_4$-Äquivalente (etwa 140000 t/Jahr).

Bevor diese schon zur „Bilanz" hinführenden Überlegungen weiter verfolgt werden, sind noch die nichterfaßten Stoffmengen aus der Uferzone sowie aus den Fischereierträgen für 1958/59 zu erörtern.

6. DIE NICHTERFASSTEN STOFFMENGEN AUS DER UFERZONE

Mit den Zuflüssen gelangen Abwässer aus mehr oder weniger bzw. nicht in Seenähe liegenden menschlichen Ansiedlungen und Industrien in den Bodensee-Obersee. Direkt in der Uferzone gelegene Städte, Dörfer, Gewerbe- und Industrie-

betriebe leiten ihre Abwässer oft ohne oder mit unzulänglicher Vorbehandlung ein.

Schlegel gibt als Einwohnerzahl der (kanalisierten) Städte und Orte in der Uferzone von Ober- und Untersee 300000 (Industrieabwässer eingeschlossen) an. Nach hier vorliegenden Unterlagen dürfte für den Obersee allein mit 170000 Einwohnern (ohne Industrie) zu rechnen sein.

Theoretisch fallen in der Uferzone ohne Industrie und Gewerbe demnach an:

	Im Jahr
BSB_2 (aus 54 g O_2/Tag BSB_5)	1825 t
Gesamt-N	496 t
Gesamt-P	55 t
Chloride	558 t

Die Schätzung der bei Industrie und Gewerbe im Ufergebiet anfallenden P- und N-Mengen hat sich als unmöglich erwiesen. Berechnungen von Stickstoff- und Phosphorverbindungen im Industrieabwasser ohne Untersuchung und Kenntnis aller Einleiter sind nicht durchführbar und würden eine ganz erhebliche Kleinarbeit erfordern.

Die durch Chlorung des Trinkwassers entstehenden Chloridmengen wirken sich im Rahmen dieser Schätzungen nicht aus (unter 1 t/Jahr).

7. DIE DURCH DIE FISCHEREI DEM SEE ENTZOGENEN NÄHRSTOFFE

Die dem See zufließenden N- und P-Verbindungen werden im biologischen Kreislauf (Mensch — Tier — Pflanze — Mensch) teilweise in Fischfleisch umgesetzt. Die fischereiliche Nutzung des Sees mit Höchsterträgen über 1000 t Fische (Frischgewicht) im Jahr, was ja ein Entzug an P und N für den See bedeutet, muß daher bei Aufstellung einer Bilanz Berücksichtigung finden.

Von Juli 1958 bis Juni 1959 betrug der Gesamtertrag an Fischen (Frischgewicht) aus dem Obersee 1077,7 t. Berechnet man den Gesamtstickstoff mit durchschnittlich 3,0 % und den Gesamtphosphor mit 0,3 %, dann wurden durch die Fischerei 1958/59 dem Obersee 32,3 t Stickstoff und 3,2 t Phosphor entzogen. Wenn auch somit feststellbar, ist die damit bewirkte Verminderung an P und N im gesamten P- und N-Haushalt des Sees unwesentlich. Die Phosphatzufuhr durch die Schussen allein könnte den Phosphor für den fast 20fachen Fischertrag stellen und selbst kleinere Zuflüsse wie Laiblach + Werkkanal für den 9fachen Ertrag. Gegenüber den Angaben Elsters und Einseles 1936 ist der P-Entzug über den doppelten Wert gestiegen (1936 Fangertrag 400 t/Jahr).

An Chlorid wird durch die Fischereierträge dem See etwa 1 t im Jahr entzogen.

8. VERSUCH EINER JAHRESBILANZ FÜR DIE BIOCHEMISCH ABBAUBAREN ORGANISCHEN SUBSTANZEN (BSB_2), FÜR STICKSTOFF, PHOSPHOR, CHLORIDE UND PHENOLE

Erfaßt man die Jahresmengenschätzungen von Gesamtzufuhr und Abfluß bilanzmäßig (s. Tabelle 7), so ergibt sich für den Stoffhaushalt des Bodensees (Obersees) folgendes:

Im See wurden über den ihm zugebilligten biochemischen Sauerstoffbedarf (Eigen-BSB) hinaus zugeführte organische Substanzen abgebaut, die einen BSB_2 von 4800 t Sauerstoff aufwiesen (s. Abschnitt 4.1, Zusatz-BSB).

Tabelle 7. Bilanz 1958/59 für den Bodensee-Obersee (in Tonnen)

	Zufluß 14 Zuflüsse + Uferanlieger	Abfluß Abfluß + Fischereierträge
Zusatz BSB_2 (O_2) .	3 010 + 1825 = 4 835	0 + 0 = 0
Stickstoff	8 953 + 496 = 9 449	8 396 + 32 = 8 428
Phosphor	1 748 + 55 = 1 803	686 + 3 = 689
Chloride	40 988 + 558 = 41 546	36 420 + 1 = 36 421

	Gesamtzufuhr	Im See verändert + Abfluß
Zusatz BSB_2 (O_2)	4 800	4800 (Abbauleistung) + 0
Stickstoff	9 500	1 100 + 8 400 (Eliminierung, Anreicherung?)
Phosphor	1 800	1 100 + 700 (Ausfällung, Anreicherung)
Chloride	41 500	5 100 + 36 400 (Anreicherung?)

SCHLEGEL schreibt dem Einzugsgebiet der Oberseezuflüsse (ohne Goldach, Rotach und Arboner Ach) 280000 Einwohner zu. Da aber die gereinigten Abwässer nur eines Teils der Stadt St. Gallen (46000 Einwohner nicht 70000) über die Steinach in den Bodensee fließen, verringert sich die Gesamteinwohnerzahl im Einzugsgebiet um 24000. Für Rotach, Goldach und Arboner Ach müßten, da nicht berücksichtigt, wenigstens 30000 bis 40000 Einwohner eingesetzt werden. Nach dieser überschlägigen Rechnung würde mehr oder weniger gereinigtes Abwasser von 290000 bis 300000 Einwohnern kanalisierter Städte und Orte über die Zuflüsse in den See gelangen. Die Industrie wäre hierbei mitgerechnet (SCHLEGEL, S. 54, Abs. 3).

An einem Beispiel, und zwar für Schussen und Argen, soll überprüft werden, ob eine derartige Berechnung die tatsächliche Belastung durch Einwohner, Industrie und Gewerbe im Einzugsgebiet der Flüsse ergibt (nach SCHLEGEL für Schussen und Argen zusammen 86000 E.).

Schussen und Argen hatten eine Gesamt-BSB_2-Fracht von 2680 t/Jahr (ohne Abzug des flußeigenen BSB_2). Das sind 4960 t O_2 BSB_5 oder der tägliche BSB_5 von 251000 Einwohnern im Laufe eines Jahres. Berücksichtigt man den Eigen-BSB der Flüsse, so verbleibt ein Zusatz-BSB_2 von 1979 t O_2 oder 3660 t BSB_5/Jahr für Schussen + Argen. Diese BSB_5-Menge entspricht dem täglichen BSB_5 von 185700 Einwohnern für die Dauer eines Jahres, also 116% mehr als nach der überschlägigen Rechnung mit Einwohnerzahl und Einwohnergleichwerten. Weiter ist zu bedenken, daß die an den Flußmündungen ermittelten BSB-Mengen infolge des Selbstreinigungsvermögens der Flüsse nach eigenen Untersuchungen 1957/58 (KLIFFMÜLLER) nur noch um die Hälfte der im Einzugsgebiet eingebrachten organischen im BSB sich anzeigenden Stoffe darstellen. (In dem erwähnten Beitrag zum Sauerstoffhaushalt des Bodensees soll diese Frage noch eingehender behandelt werden.)

Mithin würde die gesamte ursprüngliche BSB-Belastung durch Einwohner, Industrie und Gewerbe im Einzugsgebiet von Schussen und Argen etwa 350000 Einwohnern und Einwohnergleichwerten entsprechen, das heißt dem Vierfachen des von SCHLEGEL berechneten Wertes. Man ist versucht anzunehmen, daß letzterer n u r auf Grund der reinen Einwohnerzahlen berechnet wurde (86000 E.). Dann würde die Differenz auf die Belastung durch Industrie, Gewerbe und Landwirtschaft zurückzuführen sein.

Eine sichere Beurteilung der Gesamtbelastung eines Gewässers ist ohne Beachtung und Einführung des Begriffes „Eigen-BSB" nicht möglich. Geht man aber den Ursachen der Eutrophierung eines ursprünglich nährstoffarmen Sees nach, so kann man sagen, daß jeder Bruchteil N und P hier zur Begünstigung des Eutrophierungsvorganges beitragen (ohne Abzug).

Im Untersuchungsjahr 1958/59 wurden ungefähr 9500 t Stickstoff (Gesamt-N) durch Zuflüsse und Uferanlieger in den See gebracht. Dem steht ein Abfluß von 8400 t N im Seerhein gegenüber. Im See verblieben und zum Teil durch Denitrifikationsvorgänge eliminiert wurden 1100 t N (s. Tabellen 6 und 7). Ob eine Anreicherung im See stattgefunden hat, soll im Rahmen einer besonderen Arbeit über den Stickstoffhaushalt des Bodensees geklärt werden. Wie noch später beim Chloridabfluß näher ausgeführt, ist eine Anhäufung infolge jahreszeitlicher Veränderungen im See (Abfluß bei Stagnation und Vollzirkulation) denkbar.

Was den Zufluß und Abfluß der P-Verbindungen betrifft (s. Tabellen 6 und 7), so ist hier die Möglichkeit der Ausfällung von anorganischen P-Verbindungen nach Abbau des organisch gebundenen Phosphors zu beachten. Die Anreicherung von P-Verbindungen im See ist gut aus dem Prozentsatz des Abflusses gegenüber den N-Verbindungen zu ersehen. Während nämlich 88 % der eingebrachten Stickstoffsubstanzen wieder abfließen, sind es bei den P-Verbindungen nur 38 %. Sicherlich stellen die im See verbliebenen 62 % eine für den Stoffhaushalt des Sees nur teilweise verfügbare P-Reserve dar (mineralisches P). Vom $P(PO_4)$ flossen 44 % ab, mit anderen Worten, etwa alle zwei Jahre wächst die theoretisch im See verbleibende Phosphatmenge um den Betrag einer jährlichen Zufuhr. Falls sich diese Menge auf die Wassermasse im See verteilen würde, bedeutete das eine Konzentrationserhöhung von jährlich etwa 1,5 mg/m³. Bei eigenen Untersuchungen wurden 1958 in Seemitte zwischen Langenargen und Arbon 7 mg/m³ $P(PO_4)$ und 1959 9 mg/m³ jeweils nach Abschluß der Vollzirkulation gefunden. Elster und Einsele konnten demgegenüber 1935 zu keiner Jahreszeit und an keiner Stelle im Epi- und Metalimnion des Obersees gelöstes Phosphat nachweisen, abgesehen von vier Fällen, wo sie etwa 2 mg/m³ über Grund fanden, auch nicht im Hypolimnion. Für die Zwischenzeit seit 1935 sind einige $P(PO_4)$-Werte für den Obersee aus Untersuchungen von Grim in den Jahren 1950 bis 1952 und später von Fast bekannt. Grim fand im Obersee (Hypolimnion) 2 bis 3 mg/m³ $P(PO_4)$, Fast 1954 in allen Schichten der untersuchten Profile 2 bis 4 mg/m³ (während der Stagnation). Nach einer privaten Mitteilung hatte Dr. Fast auch in den letzten Jahren vor dem Wasserwerk Konstanz 6 mg/m³ $P(PO_4)$ in verschiedenen Tiefen während der Vollzirkulation gefunden. Offenbar ist der $P(PO_4)$-Gehalt im See seit 1950 stark angestiegen. Nimmt man an, daß in den letzten 10 Jahren die $P(PO_4)$-Zufuhr eine jährliche (theoretische) Konzentrationszunahme um 1,5 mg/m³ hätte verursachen müssen (bis auf 15 mg/m³), so muß man aus den tatsächlich im See ermittelten Werten schließen, daß nur etwa 50 % der Phosphatzufuhr zur Steigerung der vorhandenen $P(PO_4)$-Konzentration beitrugen. Die anderen 50 % müssen teils durch Ausfällung eliminiert worden sein, teils sind sie nach Umsetzung in organische Substanz mit dem Plankton im Seerhein abgeflossen. Hierüber können erst sichere Aussagen gemacht werden, wenn es analytisch möglich sein wird, den Anteil der organischen geformten P-Verbindungen von dem der mineralischen zu unterscheiden, die ja durch die Aufschlußmethode miterfaßt werden.

Während dem Obersee 1958/59 an Chloriden insgesamt 41500 t zugeführt wurden, flossen nur 36400 t ab (s. Tabellen 5 und 7). Im See verblieben somit 5100 t und trugen zu einer geringen Anreicherung des Seewassers an Chlorid bei.

(Die gesamte Chloridfracht im Jahr betrug bei Konstanz jedoch nur das 1¼fache der Menge, die der Niederrhein täglich nach Holland transportiert.)

Ob es sich bei der festgestellten Differenz von Zufuhr und Abfluß nur um eine vorübergehende Anreicherung des Chlorids im See handelt oder um einen echten Anstieg, müßte in einer Konzentrationserhöhung im Seewasser zum Ausdruck kommen. Eine jahreszeitliche Berücksichtigung der Chloridabflußmengen könnte zur Klärung dieser Frage beitragen.

Nach NÜMANN sowie AUERBACH und RITZI fließt bei Konstanz während der Sommermonate nur aus dem Epilimnion stammendes Wasser ab. In dieser Jahreszeit dürften sich die Zuflüsse gleichfalls noch im Epilimnion einschichten; im Sommer ist also ein dem Zufluß entsprechender Abfluß an Chloriden vorhanden. Während der Wintermonate dagegen findet infolge der Vollzirkulation eine weitgehende Vermischung im gesamten Wasserkörper statt (Abb. 1).

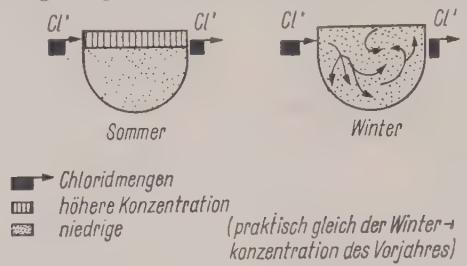


Abb. 1. Anreicherung von Chloriden im See (schematisch).

Es fließt weniger Chlorid ab als zugeführt wurde. Es kommt daher zu einer zumindest temporären Chloridanhäufung im See. Die im Seerhein ermittelten Chloridkonzentrationen lagen tatsächlich im Sommer trotz größerem Wassermengenabfluß höher als im Winter. Auch für die Stickstoffverbindungen, wie schon angedeutet, scheint dies zu gelten, wenngleich durch vielfältige Umsetzung der anorganischen N-Verbindungen zu organischen im Phyto- und Zooplankton festgelegten, und deren Mineralisation die Zusammenhänge weniger übersichtlich sind.

An Phenolen wurden in den Bodensee-Obersee weniger als 59 t/Jahr eingebracht, der Abfluß betrug weniger als 56 t (s. Tabelle 5). Es liegt nahe anzunehmen, daß es sich bei den genannten Mengen um nur langsam abbaubare Restmengen an Phenolen und phenolartigen Stoffen handelt. KALABINA wies schon 1935 darauf hin, daß Phenolmengen von der Größenordnung 0,01 mg/l (wie in den Zuflüssen und dem Seerhein ermittelt) sehr langsam biologisch abgebaut werden und länger als die hohen Phenolkonzentrationen nachgewiesen werden können. Die tatsächlich in den See abfließenden Mengen an Phenolen liegen noch unter den angegebenen Werten, da öfter Konzentrationen unter 0,005 mg/l analysiert wurden.

Es muß zudem bemerkt werden, daß mit der Diazotierungsreaktion (Nitranilin-Extraktionsmethode) außer definierten Phenolen wie Phenol, Kresole, Xylenole, β-Naphthol und Brenzkatechin auch geringe Mengen Indol und Stoffe, die sich analytisch wie Phenole verhalten, erfaßt werden.

Nichtsdestoweniger werden im Mündungsbereich verschmutzter Zuflüsse oder vor größeren Ansiedlungen und massiven Industrieabwassereinleitungen solche Phenolkonzentrationen auftreten können, daß die Trinkwasserversorgung aus nahegelegenen Seewasserwerken in Mitleidenschaft gezogen wird. Die Möglichkeit einer Anreicherung ist, wie sie das Beispiel des Chlorids zeigte, nicht von der Hand zu weisen, zumal der natürliche Abbau von Phenolen im Winter sehr langsam vor sich geht.

9. AUSWIRKUNG FORTSCHREITENDER EUTROPHIERUNG AUF DIE WASSERGÜTE HINSICHTLICH TRINK- UND INDUSTRIEWASSERVERSORGUNGEN

Charakteristisch für einen oligotrophen See ist sein geringer Sauerstoffehlbetrag zu allen Jahreszeiten, sein Mangel an Minimumnährstoffen wie Phosphor und Stickstoff. Mit Hilfe seines Sauerstoffvorrates ist dieser See, das heißt dessen Mikroflora, in der Lage, die jährlich gebildete organische Substanz zu mineralisieren, ohne daß sich am Boden Faulschlammablagerungen bilden.

Trink- und Brauchwasserentnahmen sind praktisch an allen von unmittelbaren Abwassereinleitungen entfernt gelegenen Stellen möglich. Je nach hygienischer Beschaffenheit wird Langsam- oder Schnellfiltration und Chlorung des Seewasser in Frage kommen.

Anders liegen die Dinge beim eutrophen See. Hier wird durch die „Düngewirkung" P- und N-haltiger Abwässer die Produktion an organischer, im Phyto- und Zooplankton festgelegter Substanz stark gesteigert, Massenentwicklungen von Algen sind typisch für ein eutrophes Gewässer. Nach Absterben der Organismen wird der Sauerstoffvorrat des eutrophen Sees derart in Anspruch genommen, daß in den Tiefenzonen nur noch wenig gelöster Sauerstoff vorhanden ist. Hierdurch werden Reduktionsvorgänge begünstigt, und somit weist der eutrophe See in seinen Tiefenzonen aus Nitrat entstandenes Ammonium, überschüssige freie Kohlensäure, mitunter Schwefelwasserstoff und am Boden Faulschlammbildung auf.

Für die Trink- und Brauchwasserversorgungen aus eutrophen Seen können, wenn auch nicht zu allen Jahreszeiten, Störungen bei der Filtration des Rohwassers durch übermäßige Planktonproduktion vor allem bei Schnellfilteranlagen auftreten, wie KUHN 1957 berichtete, wodurch der Filtrationseffekt völlig in Frage gestellt wird. Starke Phytoplanktonproduktion hat die sogenannte biogene Entkalkung des Wassers zur Folge. KUHN errechnete für den Zürichsee eine Jahresmenge von 27000 t Calcit ($CaCO_3$), die auf den Seeboden herabregnen.

Verschiedene Algenarten entwickeln unangenehm den Geruch und Geschmack des Wassers beeinflussende Stoffe (tranig, fischiger Geruch). Hier müssen Hochchlorung- und Aktivkohlebehandlung, das Chlordioxydverfahren oder Ozonierung eingesetzt werden, um dem filtrierten Seewasser Trinkwasserqualität zu geben.

Auf die Geschmacksbeeinträchtigung des Trinkwassers bei Phenolverschmutzung wurde schon hingewiesen.

Maßnahmen zur Verlangsamung des zeitlichen Eutrophierungsablaufs:

Die Eutrophierung eines Oberflächengewässers ist ein natürlicher Vorgang, der je nach Höhe der Nährstoffzufuhr in ganz unterschiedlichen Zeiträumen vor sich gehen kann. Es wird daher unter Umständen für den Bodensee möglich sein, das „Umkippen" des Sees, wie es 1896 beim Zürichsee beobachtet wurde, hinauszuzögern, falls der Zeitpunkt für durchgreifende Sanierungsmaßnahmen nicht schon zu spät gewählt ist.

Ansatzpunkt für diese Maßnahmen bildet die Zufuhr an Phosphorverbindungen. Das Phosphat stellt den Minimumfaktor in der Produktion des Bodensees (Obersee) dar, und seine Herausnahme oder Verringerung wird entscheidenden Einfluß auf die Verlangsamung der Eutrophierung haben. Auch jede zusätzliche Belastung des Sauerstoffhaushalts durch organische Substanzen, bei deren Abbau Sauerstoff gezehrt wird, ist zu vermeiden. In einem teilweise schon eutrophen See (Mündungsgebiete und Buchten) kann das zunächst ausgeschaltete Phosphat (Reserve des Sees) wieder in den Stoffkreislauf zurückkehren (OHLE). Für die Praxis ergeben

sich folgende Forderungen: Bau von Kanalisationen und mechanisch-biologischen Kläranlagen in der Uferzone und im Einzugsgebiet der Zuflüsse zur Verringerung der BSB-Belastung und Entfernung der Phosphorverbindungen aus dem Abwasser nach der biologischen Reinigung; Änderung technischer Verfahren bei der Brauchwasseraufbereitung (Anwendung moderner Kationen- und Anionenaustauschverfahren [Mischbettfilter] zur Vollentsalzung des Kesselspeisewassers in Gewerbe- und Industriebetrieben an Stelle der herkömmlichen Phosphatenthärtung).

Für die Phosphateliminierung zeichnen sich Möglichkeiten, wie sie Thomas beschrieb, durch chemische Fällung oder landwirtschaftliche Verwertung (bei konzentrierteren Abwässern aus Industrie und Gewerbe) ab. Auch mechanisch-biologisch gereinigte häusliche Abwässer sind einem Fällungsverfahren zu unterwerfen. Nach Wuhrmann läßt sich das Problem der Phosphorelimination mit geringen Mengen an Fällungschemikalien technisch einfach lösen, es ist lediglich von finanziellen Erwägungen abhängig. Auch Rippert hat Wege zur Phosphatentfernung bzw. -verminderung gezeigt (Filtration über MgO-Filtermassen). Andere Möglichkeiten, wie die Entfernung aus dem Abwasser durch künstliche Algenmassenproduktion (Meffert), stehen erst im Anfang der experimentellen Erprobung. In den USA und Japan sind schon seit Jahren Versuchsanlagen in Betrieb, um auf diesem Wege Eiweiß (und Fette) zu gewinnen.

10. ZUSAMMENFASSUNG

Mit einer einjährigen chemischen Untersuchung der vierzehn wichtigsten Zuflüsse des Bodensee-Obersee wurden die in den See abgeführten Schmutz- und Nährstoffe (organische Substanzen ausgedrückt im BSB_2 und Kaliumpermanganatverbrauch, Chloride und Phenole, Stickstoff- und Phosphorverbindungen) mengenmäßig erfaßt. In gleicher Weise wurden auch die mit dem Seerhein in den Untersee abfließenden Stoffe ermittelt.

Die Berechnung erfolgte im Mengen/Zeit-Maß. In den Tabellen 1 bis 3a sind die bei den einzelnen Abflüssen bestimmten Durchschnittswerte angegeben. Aus letzteren wurden die Tagesmengen und Jahresmengen der verschiedenen Stoffe geschätzt (Tabellen 4 bis 6). Auch die nichterfaßten Stoffmengen aus der Uferzone (Direkteinleitungen) und die durch fischereiliche Nutzung dem Obersee entzogenen Phosphor-, Stickstoff- und Chloridmengen fanden Berücksichtigung. Danach wurden 1958/59 schätzungsweise 4800 t (O_2) an zusätzlicher BSB_2-Belastung, 9500 t Stickstoff und 1800 t Phosphor in anorganischer und organischer Bindung dem Obersee zugeführt. Die gesamte Chloridfracht aus Zuflüssen und Uferzone betrug etwa 41500 t Cl'.

Die gesamte Zufuhr wurde dem Abfluß der Stoffe im Seerhein zum Versuch einer Jahresbilanz gegenübergestellt (Tabelle 7). Im See würden demnach organische Substanzen in Höhe von 4800 t (O_2) BSB_2 als „Zusatz-BSB" abgebaut werden. Von den Stickstoffverbindungen sind schätzungsweise 1100 t (N) im See verblieben und zum Teil durch Denitrifikationsvorgänge in den Mündungsbereichen stark verunreinigter Zuflüsse eliminiert worden.

Wie besonders beim Abfluß des $P(PO_4)$ zu erkennen war (44 % der Zufuhr), müssen sich auch die Phosphorverbindungen im Obersee angereichert haben, und zwar mit insgesamt 1100 t P. Ein beachtlicher Teil hiervon dürfte aber durch Ausfällung in die für den See in seinem derzeitigen Zustand (abgesehen von schon eutrophen Teilbereichen) noch nicht verfügbare Phosphatreserve gegangen sein.

Für die temporäre oder echte Anreicherung der Chloride im See wurde eine Erklärung gegeben und mit den jahreszeitlichen Unterschieden im Abfluß (Stagnation und Vollzirkulation) begründet. Die Phenole spielten mit einer Gesamtzufuhr von unter 59 t (Phenol) im Jahr und einem Abfluß von unter 56 t erfreulicherweise noch keine wesentliche Rolle. Im Mündungsbereich einiger Zuflüsse und vor größeren Ansiedlungen ist Achtsamkeit geboten. Die Möglichkeit einer Anreicherung schien gegeben.

Abschließend wurden die Auswirkungen fortschreitender Eutrophierung im See für die Wasserwirtschaft (Trink- und Industriewasserversorgungen) besprochen und Maßnahmen zur Verlangsamung dieses im Grunde natürlichen Prozesses erörtert. Als Minimumfaktor für den Bodensee-Obersee wurden die Phosphorverbindungen ermittelt und Möglichkeiten zu ihrer Eliminierung diskutiert.

In einer Bilanzkarte 1958/59 des Bodensees (Obersee) für die biochemisch abbaubaren organischen Stoffe (Zusatz-BSB), für Stickstoff und Phosphor werden die Untersuchungsergebnisse in übersichtlicher Form dargestellt.

Für Diskussion und Unterstützung seiner Arbeit dankt der Verfasser Herrn Dr. W. Nümann, dem Leiter des Instituts für Seenforschung und Seenbewirtschaftung, und Herrn Dr. F. Wachek sowie Frl. I. Müller, chem.-techn. Assistentin, für gewissenhafte Mitarbeit bei der Ausführung der zahlreichen Analysen.

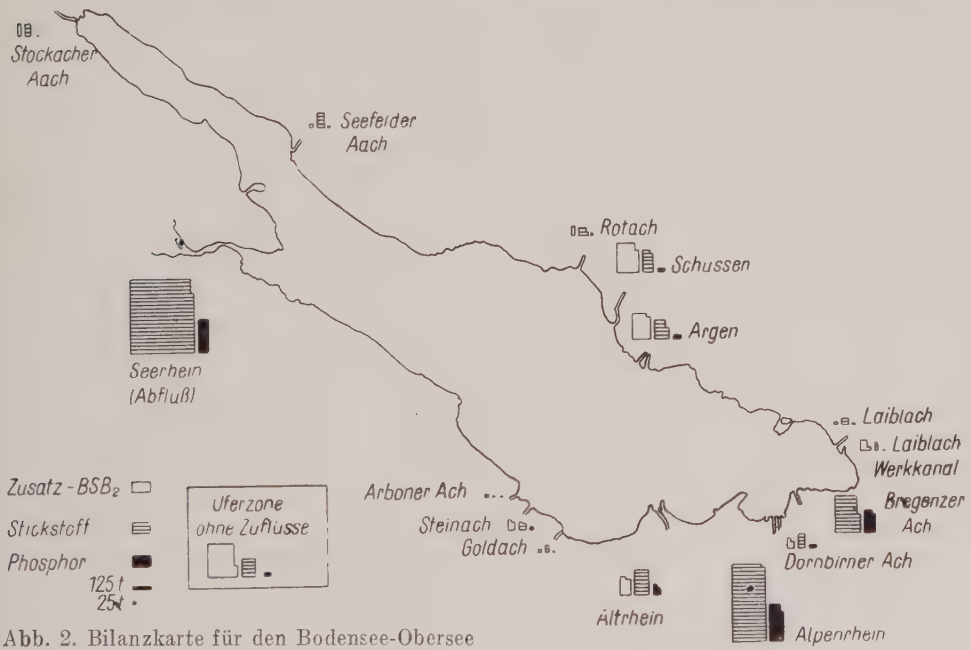


Abb. 2. Bilanzkarte für den Bodensee-Obersee

Literatur

Auerbach, M., Maerker, W., u. Schmalz, J., 1926: Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen II. Verh. Naturw. Ver. Karlsruhe.

— u. Ritzi, M., 1938: Die Oberflächen- und Tiefenströme des Bodensees IV. Der Lauf des Rheinwassers durch den Bodensee in den Sommermonaten. Archiv f. Hydrobiologie **XXXII**, 409.

Buckstеeg, W., u. Dietz, F., 1957: Über Phenole und phenolverwandte Stoffe. Jb. Vom Wasser **XXIV**, 282.

Czensny, R., 1950/51: Sauerstoffzehrung und Permanganatverbrauch, ein Vergleich. Jb. Vom Wasser **XVIII**, 171.

Elster, H., u. Einsele, W., 1937: Beiträge zur Hydrographie des Bodensees (Obersee). Intern. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrographie **35**, 522.

Fast, H., 1955: Systematische Untersuchungen über den chemischen und bakteriologischen Zustand des Bodensees. Jb. Vom Wasser **XXII**, 11.

Private Mitteilung v. 19. 10. 1959.

Grim, J., 1955: Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren, Arch. f. Hydrobiol./Suppl. **XXII**, 310.

Haupt, H., 1935: Die Permanganatzahl bei der Beurteilung der Zellstoff-Fabrikabwässer. Jb. Vom Wasser **X**, 60.

Husmann, W., 1950: Praxis der Abwasserreinigung. Springer-Verlag.

Kalabina, M., 1935: Der Phenolzerfall in Fließ- und Staugewässern. Z. f. Fischerei **33**, 295.

Kalle, K.: Meereskundliche Untersuchungen mit Hilfe des Zeiss'schen Pulfrich-Photometers III. Mitt. Methodische Untersuchung der Phosphatgehaltsbestimmung. Ann. Hydrogr. u. marit. Meteorol. **62**.

Kiefer, F., 1955: Naturkunde des Bodensees. Jan Thorbecke Verlag Lindau.

Kliffmüller, R., 1958: Die methodische Untersuchung der Belastung und des Selbstreinigungsvermögens eines verschiedenartig genutzten Gewässers (dargestellt an Schussen und Argen): Zwischenbericht 1957 und Endbericht über die chemische Jahresuntersuchung von April 1957 bis März 1958. Manuskript, nicht veröffentlicht.

Kuhn, H., 1957: Zürichsee — Bodensee, ein limnologischer Vergleich. GWF **98**, 228.

Muckle, R., 1956: Die limnologischen Voraussetzungen für eine Groß-Trinkwasserentnahme aus dem Überlingersee (Bodensee). GWF **97**, 213.

Meffert, M.-E., 1958: Die Kultur von Scenedesmus obliquus in Abwasser. Forsch. Ber. d. Wirtsch.- u. Verkehrsminist. Nordrhein-Westf. Nr. 514. Westdeutscher Verlag Köln u. Opladen.

Nümann, W., 1949: Kolorimetrische Methoden zur quantitativen Bestimmung von Silikat und organisch wie anorganisch gebundenem Phosphor und Stickstoff im Meerwasser. Dt. Hydrograph. Zschr. **2**, 137.

Ohle, W., 1938: Zur Vervollkommnung der hydrochemischen Analyse III. Die Phosphorbestimmung. Z. angew. Chem. **51**, 906.

— 1953a: Phosphor als Initialfaktor der Gewässereutrophierung. Jb. Vom Wasser **XX**, 11.

— 1953b: Chemische und elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffs der Binnengewässer. Mitt. IVL Nr. 3.

Rippert, J., 1958: Möglichkeiten zur Phosphat-Elimination aus Abwässern auf chemischem Wege. Gesundheitsingenieur **79**, 333.

Schlegel, 1953: Die Gesamtverschmutzung des Bodensees durch Abwasser. Der Bodensee. Denkschrift d. Südwestdeutschen Wasserwirtschaftsverbandes, Verlag Braun, Karlsruhe.

Schmassmann, H., 1956: Die Ermittlung der Sauerstoff-Sättigungskonzentration. Schweizer. Z. f. Hydrolog. **XVIII**, 144.

Thomas, E. A., 1955: Phosphatgehalt der Gewässer und Gewässerschutz. Monatsbull. d. Schweiz. Ver. v. Gas- u. Wasserfachm. Nr. 9 und 10.

Wachek, F., 1958: Biologisch-chemische Untersuchungen des Bodensees unter besonderer Berücksichtigung wasserwirtschaftlicher Fragen. Münchner Beiträge z. Abwasser-, Fisch- und Flußbiologie **4**, 116.

– 1958: Der biologisch-chemische Zustand der Bodenseezuflüsse Schussen, Argen, Rotach und Laiblach. Münchner Beiträge z. Abwasser-, Fisch- und Flußbiologie **4**, 139.

Wieser, E., 1956: Die Anwendung einheitlicher Methoden bei der Untersuchung des Bodenseewassers. GWF **97**, 209.

Wuhrmann, K., 1957: Die dritte Reinigungsstufe: Wege und bisherige Erfolge in der Eliminierung eutrophierender Stoffe. Schweizer. Z. f. Hydrolog. **XIX**, 409.

Richard Kliffmüller, Kreis-Chemierat,
Siegen/Westf.
Öffentl. Chemisches Untersuchungsamt

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	3	1960	381—454

Otto Siebeck

Biologische Station Lunz (Niederösterreich) und Botanisches Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERTIKALWANDERUNG PLANKTISCHER CRUSTACEEN UNTER BERÜCKSICHTIGUNG DER STRAHLUNGSVERHÄLTNISSE

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 382
II. Untersuchungsmethoden 384
A. Lichtmessungen 384
1. Bestimmung der relativen, spektralen Lichtdurchlässigkeit 385
a) Apparatur 385
b) Spektralfilter 385
c) Montage des Photoelementes 385
d) Meßvorgang und Auswertung 386
2. Ermittlung der spektralen Energieverteilung im Wasser 386
3. Die Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse 386
a) Apparatur 387
b) Auswertung 387
B. Quantitative Planktonfänge 391
1. Apparatur und Fangmethodik 394
2. Auswertung 395
III. Das optische Milieu der untersuchten Gewässer 395
IV. Allgemeine Untersuchungen über die Vertikalwanderung 399
A. Untersuchungen im Lunzer Untersee 399
1. Allgemeine Feststellungen 401
2. Spezielle Feststellungen 404
B. Untersuchungen im Lunzer Obersee 405
1. Allgemeine Feststellungen 405
2. Spezielle Feststellungen 407
V. Untersuchungen während der stabilen Phase der Vertikalverteilung 408
A. Untersuchungen im Lunzer Untersee 409
1. Die Strahlungsverhältnisse 410
2. Temperatur 412
3. Interpretation der Fangergebnisse 412
B. Untersuchungen im Lunzer Obersee 415
1. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse 415
2. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener O_2-Verhältnisse in der Tiefe des Sees bei fast gleichen Witterungsverhältnissen . . 418
C. Diskussion 421
VI. Spezielle Untersuchungen über die Vertikalwanderung 424
A. Untersuchungen über die End- bzw. Anfangsphase der Vertikalwanderung vor und nach Sonnenhöchststand bei wolkenlosem Himmel 424

B. Untersuchungen bei kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke an einem wolkenlosen Tag 431
C. Untersuchungen bei plötzlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke 433
D. Untersuchungen bei plötzlicher und anschließend weiterer, aber langsamer Abnahme der Beleuchtungsstärke 434
E. Untersuchungen bei kontinuierlicher Zunahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel. 436
F. Untersuchungen bei fast kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel. 438
VII. Vergleich der Fangergebnisse verschiedener Untersuchungen 441
VIII. Diskussion 445
IX. Zusammenfassung 450
X. Anhang 451
XI. Literatur 453

I. EINLEITUNG

Das Phänomen der tagesrhythmischen Wanderung der Planktonorganismen ist seit langer Zeit bekannt. Bereits Cuvier (1817) wies auf die Unterschiede der vertikalen Verteilung hin, welche bei Daphnia in Abhängigkeit von der Tageszeit und der Witterung beobachtet werden konnten. Seither hat das Problem der vertikalen Planktonwanderung zahlreiche Bearbeiter gefunden, deren Ergebnisse von Cushing (1950) zusammengestellt und ausführlich behandelt wurden.

Kausale Betrachtungen lenkten das Interesse sehr bald auf den Lichtfaktor, dessen überragende Bedeutung durch die Freilanduntersuchungen insbesondere von Ruttner (1905, 1909, 1914, 1929/30, 1943), Russel (1926/27), Worthington (1931), Clarke (1933) u. a. klar gezeigt wurde.

Ungeachtet der Mannigfaltigkeit verschiedener Verhaltensweisen gleicher Arten in verschiedenen Gewässern oder verschiedener Altersstadien und Geschlechter in gleichen Gewässern ergeben sich aus dem Studium aller dieser Untersuchungen zwei grundsätzliche Fragestellungen:

1. Unter welchen Bedingungen findet eine Vertikalwanderung statt?
2. Wie kommt die vertikale Richtung der Wanderung zustande?

Eine exakte Bearbeitung dieser und der damit zusammenhängenden Fragen ist nur im Experiment denkbar und wurde bereits in früherer Zeit — zum Teil jedoch unabhängig vom Gesichtspunkt der Vertikalwanderung — von Ewald (1910), v. Frisch & Kupelwieser (1913), Clarke (1930), in neuerer Zeit von Smith & Baylor (1953), Harris and Wolfe (1955), Harris and Mason (1956) und Schröder (1959) durchgeführt, wobei der Schwerpunkt im allgemeinen auf orientierungsphysiologischem Gebiet liegt.

Allen Versuchen, das Verhalten der Plankter im Freiland auf Grund experimenteller Befunde zu erklären, sind jedoch gewisse Grenzen gesetzt. Dies liegt vor allem daran, daß gerade die Planktonorganismen in äußerst empfindlicher Weise auf Milieuänderungen reagieren, welche durch eine übersichtliche und exakte Versuchsanordnung notwendigerweise zustande kommen. Es ergeben sich bereits dann erhebliche Schwierigkeiten, wenn der Versuch unternommen wird, unter bestimmten konstanten Beleuchtungsverhältnissen im Experiment irgendein spezifisches Verhalten zu ermitteln, dessen Abwandlungen unter verschiedenen Bedingungen exakte Untersuchungen erlauben würde. Beschafft man sich die Plankter zu verschiedenen Zeiten immer wieder aus ihrem natürlichen Milieu, so wird unter gleichen Laborbedingungen nicht selten ein völlig verschiedenartiges Verhalten zu beobachten sein (vgl. v. Frisch und Kupelwieser 1913).

Dasselbe ist nun leider auch der Fall, wenn die Plankter längere Zeit im Labor gehalten werden und mit denselben Tieren von Zeit zu Zeit Versuche unter gleichen Bedingungen durchgeführt werden. Neben der großen Variabilität des Verhaltens der Einzeltiere unter gleichen Bedingungen ist gerade auch diese Beobachtung ein großes Hemmnis für exakte Untersuchungen.

Für bestimmte Feststellungen, wie z. B. die Prüfung des Helligkeitsunterscheidungsvermögens bei Daphnien (Heberdey und Kupka 1941), konnte durch CO_2-Zugabe ein bedingungslos positiv photoaktisches Verhalten ausgelöst werden, durch welches alle individuellen Unterschiede in den Hintergrund gedrängt wurden. Dieses Hilfsmittel ist jedoch bei den meisten Fragestellungen nicht anwendbar.

Viaud (1938) gelang es dennoch, die bisher wohl exaktesten sinnesphysiologischen Versuche mit Daphnien durchzuführen. Er ging dabei von einer Beobachtung aus, die bereits Ewald (1910) — allerdings unter etwas anderen Bedingungen — beschrieben hatte: der Pendelbewegung der Planktonorganismen in einem homogenen Lichtfeld.

Das von Viaud verwendete Untersuchungsobjekt *Daphnia pulex* ist jedoch offensichtlich erheblich widerstandsfähiger als die typischen Planktonorganismen, mit welchen ich genau die gleichen Versuche durchzuführen beabsichtigte. Zwar konnte in allen Fällen (*Daphnia longispina*, *Eudiaptomus gracilis*, *Acanthodiaptomus denticornis*) die typische Pendelbewegung ausgelöst werden, die jedoch unter gleichbleibenden Bedingungen in der Regel in unkontrollierbarer Weise verlief.

Durch diese Ausführungen sollte lediglich angedeutet werden, welche Schwierigkeiten auch experimentellen Untersuchungen mit typischen Planktonorganismen entgegenstehen, wenn einzelne bestimmte Verhaltensweisen analysiert werden und schließlich über deren Anteil am Gesamtgeschehen der Vertikalwanderung etwas ausgesagt werden soll.

Harris und Wolfe (1953) haben schließlich mit Erfolg den Versuch unternommen, die Wanderung unter künstlichen Bedingungen im Labor hervorzurufen. Damit wird nun auch die Beobachtung des Gesamtgeschehens im Experiment ermöglicht, wobei jedoch in Kauf genommen werden muß, einzelne physiologische Komponenten weniger klar zu erfassen und von anderen Einflüssen zu trennen. Immerhin gestatten die Versuchsergebnisse eine Interpretation auf physiologischer Basis, welche zu weiteren interessanten Fragestellungen führte und darüber hinaus auch geeignet ist, eine Brücke zu den Beobachtungen im Freiland zu schlagen.

Eine sehr wesentliche Voraussetzung dafür ist jedoch die Kenntnis des Ablaufs der Vertikalwanderung im Freiland unter dem Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse. Obwohl Ruttner (z. B. 1943) mehrmals auf die Bedeutung und Notwendigkeit derartiger Freilanduntersuchungen über die Planktonwanderungen unter Berücksichtigung der Beleuchtungsverhältnisse hingewiesen hat, liegen bisher nur wenige Arbeiten vor (Clarke 1933, Ullyot 1938).

Einer der größten Nachteile der Freilanduntersuchung besteht nun darin, daß keine der bis heute bekannten Methoden eine einwandfreie, direkte Beobachtung der Einzeltiere in ihrem natürlichen Milieu ermöglicht. Das bedeutet, daß über die im Zusammenhang mit der Vertikalwanderung wirksamen Orientierungsmechanismen keine Informationen zu gewinnen sind.

Zur Frage der auslösenden Faktoren, insbesondere soweit sie durch die Beleuchtungsverhältnisse zustande kommen, vermag die Freilanduntersuchung jedoch wesentlich beizutragen.

Es war daher meine Aufgabe, eine kombinierte Fang- und Meßmethode zu entwickeln und die Wanderung des Zooplanktons unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse zu beschreiben.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Fr. Fritz Gessner, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, die großzügige Unterstützung und das stete Interesse am Fortgang der Arbeit.

Herrn Prof. Dr. F. Ruttner, dem damaligen Leiter der Biologischen Station Lunz, gilt mein besonderer Dank für die Aufnahme in seinem Institut und darüber hinaus seine Unterstützung und Anteilnahme bei der Ausführung der Arbeiten.

Großen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. I. Findenegg, dem jetzigen Leiter der Biologischen Station Lunz für sein freundliches Entgegenkommen, und Herrn Dr. F. Sauberer und Frau Dr. I. Dirmhirn sowie Herrn Dr. Berger für die Überlassung zahlreicher Meßgeräte, Literatur und hilfreiche Beratung.

An dieser Stelle sei auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft bestens gedankt, durch deren Unterstützung die Untersuchungen ermöglicht worden sind.

Mein Dank gilt ferner Herrn Dr. R. Wette, Zoologisches Institut der Universität Heidelberg, und Herrn Dr. P. Ihm, Arbeitsgemeinschaft für Biometrie, Freiburg, für die freundliche Beratung bei der statistischen Behandlung der Untersuchungsergebnisse.

II. UNTERSUCHUNGSMETHODEN

A. Lichtmessungen

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Vertikalverteilung und die Vertikalwanderung des Planktons interessiert innerhalb des Bereiches der Sonnen- und Himmelsstrahlung jener Anteil, der sinnesphysiologisch wirksam ist. Dieser Bereich des für die Planktoncrustaceen sichtbaren Lichtes ist in seinen Grenzen nicht genau bekannt und dürfte auch für die einzelnen Vertreter mehr oder weniger verschieden sein. Auf Grund experimenteller Untersuchungen, vornehmlich mit Daphnien (Viaud 1938 u. a.), besteht jedoch die Sicherheit, daß der Empfindlichkeitsbereich des verwendeten Photoelementes (333 mμ bis 850 mμ) jenen Anteil weitgehend erfaßt und auch den maximalen Empfindlichkeitsbereich der untersuchten Plankter mit einschließt. Die Bedeutung der kurzwelligen Strahlung unter 330 mμ tritt in den natürlichen Gewässern infolge der starken Absorption zurück (vgl. Merker 1940, Sauberer-Ruttner 1941, Gessner 1955) und kann daher nicht mehr zur Wirkung gelangen. Damit sind trotz der genannten Einschränkungen die Voraussetzungen für Untersuchungen über die Planktonwanderung und deren Abhängigkeit von den Lichtverhältnissen gegeben.

Das Licht kann in verschiedener Weise auf das Plankton einwirken:

a) durch seine spektrale Zusammensetzung bei gleichbleibender Gesamtenergie,

b) durch verschiedene Energiebeträge bei gleichbleibender, spektraler Zusammensetzung.

Unter natürlichen Bedingungen werden derartige Fälle getrennt nie realisiert. Änderungen der Gesamtenergie des Lichtes im Laufe eines Tages sind stets mit Änderungen der spektralen Zusammensetzung verknüpft. Sieht man von besonderen Witterungsverhältnissen ab (Ullyott 1939), so treten jedoch die Änderungen der spektralen Zusammensetzung des Lichtes gegenüber jenen der Gesamtenergie an Bedeutung zurück und wurden aus diesem Grunde nicht berücksichtigt.

Im Zusammenhang mit den Planktonfängen hielt ich folgende Untersuchungen für besonders wichtig:

1. Bestimmung der relativen, spektralen Lichtdurchlässigkeit zur Charakterisierung des Gewässers,
2. Ermittlung der absoluten, spektralen Energieverteilung im Wasser,
3. Registrierung der Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse.

1. Bestimmung der relativen, spektralen Lichtdurchlässigkeit

a) Apparatur

Die Relativmessungen wurden mit einem Photoelement der Firma Lange in Verbindung mit einem spitzengelagerten μ-Ampèremeter durchgeführt. Nach Sauberer-Ruttner (1941) ist zu beachten, daß ein lineares Verhältnis zwischen Photostrom und Beleuchtungsstärke nur bei geringem Außenwiderstand (= Widerstand des Ampèremeters und Kabelwiderstand) und Beleuchtungsstärken unter 1000 Lux bestehen kann. Je höher der Außenwiderstand ist, um so eher wird bei zunehmender Beleuchtungsstärke das lineare Verhältnis gestört. Zur Messung höherer Beleuchtungsstärken wurde daher der Außenwiderstand durch Verwendung von Nebenschlüssen herabgesetzt und durch eine entsprechende optische Dämpfung dafür gesorgt, daß die Beleuchtungsstärke unter 1000 Lux blieb. Der Innenwiderstand des verwendeten μ-Ampèremeters beträgt 1788,8 Ω. Er konnte mit Hilfe zweier Nebenschlüsse von 992,3 Ω bzw. 102,0 Ω auf 628,0 Ω und 94,9 Ω herabgesetzt werden. In Verbindung mit dem Photoelement war das Meßgerät für die drei sich aus dieser Anordnung ergebenden Meßbereiche gesondert geeicht. Die Eichkurven wurden von Zeit zu Zeit zur Feststellung eventueller Ermüdungserscheinungen (vgl. Sauberer 1958) des Photoelements mit Hilfe eines weiteren Photoelementes geprüft, das eigens für diesen Zweck bestimmt war, im Dunkeln aufbewahrt wurde und in der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Wien, geeicht worden war.

b) Spektralfilter

Die Kenntnis der selektiven Empfindlichkeit des verwendeten Photoelements und die Angaben für die Durchlässigkeit der Schottfilter aus dem Firmenkatalog ermöglichten die graphische Bestimmung des optischen Schwerpunktes. Der Empfindlichkeitsbereich des Elementes wird mit Hilfe der Filter in fünf Abschnitte zerlegt, die eine ausreichende Charakterisierung des Gewässers gestatten. Die wesentlichen Daten dieser Filter bzw. Filterkombinationen in Verbindung mit dem Photoelement sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tabelle 1

Filterbezeichnung	Durchlässigkeit	Opt. Schwerpunkt
1. UG 1 + BG 12	333—410 mμ	375 mμ
2. BG 12	355 515 mμ	445 mμ
3. VG 9	442—644 mμ	529 mμ
4. BG 18 + OG 2	545—760 mμ	587 mμ
5. RG 2	592—850 mμ	654 mμ

c) Montage des Photoelementes

Das Photoelement ist in einem wasserdichten Messinggehäuse, das mit einem Fenster versehen ist, eingeschlossen. Es konnte an einem Kabel, an dem eine Metereinteilung angebracht war, über einen Ausleger, zur Vermeidung von Reflexion und Abschattung seitens der Bootswand, in die Tiefe versenkt werden. Um die Planktonfänge unmittelbar mit Lichtmessungen zu koppeln, war auch an dem Planktonschöpfer ein Photoelement angebracht worden (Abb. 4). Die Technik der rasch aufeinanderfolgenden Planktonfänge, die erst im Laufe der Untersuchungen entwickelt wurde, erlaubte in erster Linie aus zeitlichen Gründen nicht, den Schöpfer über den Ausleger in die Tiefe zu versenken, so daß die Lichtmessungen in den meisten Fällen mit dem oben erwähnten Gerät durchgeführt wurden.

d) Meßvorgang und Auswertung

Die Messungen wurden von Meter zu Meter durchgeführt, mehrmals wiederholt und für jede Metertiefe die relative, mittlere Durchlässigkeit bestimmt. Die optische Schwerpunktverschiebung, bedingt durch die selektive Filterwirkung des Wassers, wurde nicht berücksichtigt, da sie in den oberen Schichten der untersuchten Seen weniger in Erscheinung tritt (Sauberer und Eckel 1938). Eine Ausnahme forderten jedoch die Messungen mit dem Filter BG 12 und der Filterkombination UG 1 + BG 12. Die Relativmessung mit dem Filter BG 12 wurde bis in 6 m Tiefe durchgeführt, der weitere Verlauf für größere Tiefen berechnet, wobei der mittlere Transmissionskoeffizient aus den Schichten 1 bis 6 m als Rechnungsgrundlage herangezogen wurde. Die Messung mit der Filterkombination UG 1 + BG 12 erfolgte in Abständen von 30 cm bis in 1,50 m Tiefe. Alle weiteren Werte wurden errechnet. Auf diese Weise wurden Meßfehler, die durch die optische Schwerpunktverschiebung besonders in diesen Bereichen auftreten, weitgehend ausgeschaltet. Die ermittelten Durchlässigkeiten der einzelnen Wassertiefen wurden in Prozent auf den unter der Wasseroberfläche gemessenen „Oberflächenwert" bezogen. Während der Relativmessung innerhalb eines Meters wurde mit Hilfe eines weiteren Photoelementes, das sich im Boot befand, darauf geachtet, daß keine unbemerkten Änderungen der Beleuchtungsstärke durch Wolken oder Nebel stattfanden (Nydegger 1957).

2. Ermittlung der spektralen Energieverteilung im Wasser

Die Relativmessungen geben Auskunft über den prozentualen Abfall der in das Wasser eingedrungenen Strahlung für die verschiedenen Spektralbereiche. Mit Hilfe absoluter Messungen in den entsprechenden Spektralbereichen über der Wasseroberfläche, können die Verhältnisse für die einzelnen Wassertiefen nach Berücksichtigung der Reflexion an der Wasseroberfläche berechnet werden. Die Ergebnisse der Absolutmessungen wurden mir freundlicherweise von Herrn Dr. F. Sauberer, Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik in Wien, zur Verfügung gestellt. Die Angaben gelten für den Bereich des optischen Schwerpunktes für $\Delta\lambda = 0{,}005\,\mu$ und werden in mcal/cm² min angegeben. Diese Absolutmessungen sind nicht gleichzeitig mit den Relativmessungen durchgeführt worden und erheben daher keinen Anspruch auf besondere Genauigkeit. Da im Zusammenhang mit der Vertikalverteilung die absolute Energieverteilung an Tagen gleicher Witterung, zu verschiedener Jahreszeit (Juni/Oktober) bzw. an Tagen extrem verschiedener Witterung (wolkenlos/bedeckt) interessiert, treten die geringen, dadurch bedingten Fehler gegenüber den großen reellen Unterschieden nicht in Erscheinung.

3. Die Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse

Dem Tagesgang der Beleuchtungsstärke kommt im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Vertikalwanderung besondere Bedeutung zu. Das Ziel dieser Untersuchungen ist, die Wirkung der zeitlichen Änderungen des für die Planktonorganismen sichtbaren Lichtes auf deren Verhalten zu beschreiben. Ein ideales Meßgerät wäre dann gegeben, wenn mit Hilfe bestimmter Korrektionsfilter die relative Empfindlichkeit des Empfangsgerätes jener der zu untersuchenden Planktonart angepaßt werden könnte und darüber hinaus eine stets konstant bleibende Empfindlichkeit, einwandfreie Absolutmessungen etwa in cal/cm² min zulassen würde. Der Stand der heutigen Meßtechnik bei Freilanduntersuchungen erfordert eine Näherungslösung, durch welche vor allem drei Forderungen erfüllt werden müssen:

a) der Tagesgang der Beleuchtungsstärke ist in absoluten Einheiten zu messen, um damit eine genaue Vergleichbarkeit unter den verschiedensten Witterungsverhältnissen zu ermöglichen;
b) die Angaben für die einzelnen Wassertiefen müssen ebenfalls vergleichbar sein;
c) das auf Grund dieser Forderungen zu verwendende Filter muß in Verbindung mit dem Photoelement einen Empfindlichkeitsbereich erfassen, der mit jenem der Planktoncrustaceen weitgehend übereinstimmt.

a) Apparatur

Die Absolutmessungen wurden durch eine fortlaufende Registrierung über der Wasseroberfläche mit Hilfe eines (wiederholt geeichten!) Schwarzweißflächenpyranometers in Verbindung mit dem Drehspulmeßgerät eines Punktschreibers durchgeführt. Aus den Angaben der registrierten Gesamtstrahlung in cal/cm² min läßt sich aus der Beziehung 1 cal/cm² min = 84 Klx[1]) eine Umrechnung in Beleuchtungsstärke vornehmen. Entsprechende Absolutmessungen unter Wasser waren unter den gegebenen Umständen nicht möglich, so daß ich mich auch in diesem Falle auf Relativmessungen beschränken mußte. Das Filter VG 9 entspricht aus folgenden Gründen am besten den oben erwähnten Forderungen (b und c):

a) die Meßfehler auf Grund der optischen Schwerpunktverschiebung sind im VG-9-Bereich auch in größeren Tiefen auf ein Minimum herabgesetzt (Sauberer und Eckel 1938);
b) die Durchlässigkeit des Lunzer Untersees ist in diesem Bereich am größten, so daß auch bei sehr trübem Wetter noch bis in größere Tiefen eine Messung durchgeführt werden konnte;
c) der Empfindlichkeitsbereich von Filter und Photoelement erstreckt sich über einen verhältnismäßig großen Abschnitt des für die Planktonorganismen sichtbaren Lichtes.

b) Auswertung

Durch die Wahl der erwähnten Meßgeräte wird die Vergleichbarkeit der Beleuchtungsstärke für alle Witterungsverhältnisse über der Wasseroberfläche in Lux gewährleistet. Ebenso gestatten die Relativmessungen mit dem VG-9-Filter eine exakte Vergleichbarkeit der einzelnen Meßwerte unter der Wasseroberfläche, da in dem vorliegenden Empfindlichkeitsbereich praktisch keine Fehler durch die selektive Filterwirkung des Wassers auftreten können. Die Angaben der Luxwerte für die einzelnen Wassertiefen erfolgten auf Grund der Meßergebnisse über der Wasseroberfläche und der Relativmessungen unter der Wasseroberfläche. Hierzu muß bemerkt werden, daß die Luxangaben unterhalb der Wasseroberfläche nur annähernd Gültigkeit besitzen, da der Empfindlichkeitsbereich des Photoelementes in Verbindung mit dem VG-9-Filter nicht jenem Bereich entspricht, der für eine exakte Luxmessung erforderlich wäre. Im Zusammenhang mit Planktonuntersuchungen vorliegender Art kommt es jedoch weniger auf die im Sinne der Definition exakten Angaben in Lux an, als vielmehr auf die Vergleichbarkeit der Messungen, die außerdem ein Bild von den Größenverhältnissen der absoluten Beleuchtungsstärke unter verschiedenen Witterungsbedingungen vermitteln sollen. Diese Forderungen sind realisiert, so daß mir die Methode trotz der erwähnten Einschränkungen gerechtfertigt erscheint.

Eine einmal am Tage vorgenommene Relativmessung kann für die Berechnung der Absolutwerte nur dann auch zu anderen Tageszeiten herangezogen werden, wenn durch Nebel oder Wolken das diffuse Tageslicht allein zur Wirkung kommt. Bei direkter Sonnenstrahlung ist die Relativmessung von der Sonnenhöhe insofern abhängig, als die mittlere Weglänge (Whitney 1938) der in das Wasser eingedrungenen Strahlung mit abnehmender Sonnenhöhe wächst. Dadurch nimmt die Extinktion in der Meterschicht scheinbar zu. Diesen Gegebenheiten wird Rechnung getragen, indem die zu einer bestimmten Tageszeit durchgeführte Relativmessung für die anderen Tageszeiten entsprechend umgerechnet wird. Es ergibt sich bei direkter Sonnenstrahlung darüber hinaus die Notwendigkeit, die ebenfalls von der Sonnenhöhe abhängige Reflexion an der Wasseroberfläche zu berücksichtigen.

Die wesentlichen Punkte für die Messung und Auswertung seien hier zusammenfassend behandelt.

[1]) Schriftliche Mitteilung von Herrn Dr. Sauberer.

Meßmethode:

a) Registrierung der Gesamtstrahlung mit dem Pyranometer;
b) Relativmessung mit dem Filter VG 9.

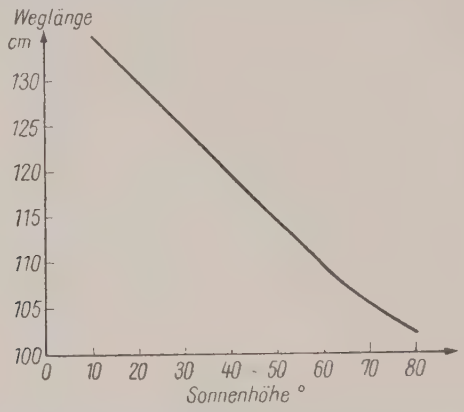


Abb. 1. Abhängigkeit der mittleren Weglänge von der Sonnenhöhe.

Auswertung:

a) Berechnung der Beleuchtungsstärke (Lux) aus der Registrierung der Gesamtstrahlung (cal/cm²min) über der Wasseroberfläche.
b) Bestimmung der Extinktionskoeffizienten für die einzelnen Metertiefen auf Grund der durchgeführten Relativmessung. (Zwischen dem gemessenen Transmissionskoeffizienten I_k = Durchlässigkeit pro Meter und dem Extinktionskoeffizienten a besteht die Beziehung $T_k = 100 \cdot e^a$, wenn T_k in Prozent ausgedrückt wird [vgl. SAUBERER-RUTTNER 1941].)
c) Berechnung der scheinbaren Extinktionszunahme bzw. -abnahme in den einzelnen Metertiefen für alle erwünschten Tageszeiten auf Grund der Änderungen der mittleren Weglänge der eingedrungenen Strahlung. Die mittlere Weglänge in Abhängigkeit von der Sonnenhöhe wurde graphisch nach Tabellen von WHITNEY (1938) ermittelt.
d) Berechnung der relativen Durchlässigkeit pro Metertiefe für alle erwünschten Tageszeiten.
e) Graphische Bestimmung des Reflexionsverlustes der in das Wasser eindringenden Strahlung (DIRMHIRN 1953).
f) Berechnung der Absolutwerte für die einzelnen Metertiefen auf Grund der relativen Durchlässigkeit des Wassers.
g) Bei bedecktem Himmel wird eine Reflexion von 4 % und die mittlere Weglänge von 1,40 m bei der Auswertung berücksichtigt (SAUBERER-RUTTNER 1941).

Zur Erläuterung sei an dem vereinfachten[1]) Beispiel eines wolkenlosen Junitages (15. Juni) eine Auswertung der Messungen durchgeführt, wobei folgende Aufgaben zu lösen sind:

α) Bestimmung der relativen Transmission zu verschiedenen Tageszeiten mit Hilfe einer einzigen zur Zeit des Sonnenhöchststandes durchgeführten Relativmessung.

β) Bestimmung des Tagesverlaufes in Kilolux für die 5-m-Wassertiefe.

[1]) Ohne Berücksichtigung zeitlicher und örtlicher Besonderheiten zur Charakterisierung des typischen Tagesganges der Beleuchtungsstärke.

a) Auf Grund der Pyranometerregistrierung ergibt sich durch Umrechnung der Meßwerte (cal/cm² min) in Klx (vgl. S. 387) der Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche.

Tabelle 2

Zeit	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Klx	11,0	30,0	54,0	72,5	90,5	105,5	113,5	116,6	113,5	105,5	90,5	72,5	54,0	30,0	11,0

b) Für die zur Zeit des Sonnenhöchststandes durchgeführte Relativmessung und für alle übrigen Tageszeiten wird zunächst die mittlere Weglänge der eingedrungenen Strahlung ermittelt. Die hierzu erforderliche Kenntnis der Sonnenhöhe in Abhängigkeit der mittleren Ortszeit ergibt sich aus der nach Eckel (1948) gekürzt wiedergegebenen Tabelle 3.

Tabelle 3. Sonnenhöhen (♄☉) für den 15. Juni nach Tagesstunden mittlerer Ortszeit. (Streng gültig für den 48. Breitengrad)

Zeit	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
♄☉	7,8	17,1	27,1	37,1	46,9	55,9	62,8	65,3	62,8	55,9	46,9	37,1	27,1	17,1	7,8

Die Zusammenstellung der auf diese Weise ermittelten Daten ergibt:

Tabelle 4

Zeit	12	14/16	16/8	18/6
Sonnenhöhe	65,3	55,9	37,1	17,1
Mittlere Weglänge/m	1,075	1,115	1,215	1,315

c) Die zur Zeit des Sonnenhöchststandes durchgeführte Relativmessung ist nun für die übrigen Tageszeiten entsprechend der scheinbaren Änderung der mittleren Weglänge umzurechnen.

Der Rechnungsvorgang ist folgender:

Aus der Relativmessung bestimmt man die Transmission für jede Metertiefe (an Stelle der Einzelwerte kann auch der mittlere Transmissionswert für alle Tiefen verwendet werden) und ermittelt aus dem Nomogramm nach Sauberer-Ruttner (1941, S. 49) die entsprechenden Extinktionskoeffizienten. Entsprechend der gewünschten Tageszeit sind die Werte der Extinktionskoeffizienten mit einem Faktor zu multiplizieren, der sich aus dem Verhältnis der mittleren Weglänge zur Zeit der Messung (a) und der mittleren Weglänge zu der gewünschten Zeit (b) ergibt. Für die verschiedenen Tageszeiten erhält man folgende Faktoren:

Tabelle 5

Zeit	12	14/10	16/8	18/6
a/b	$\frac{1{,}080}{1{,}080}$	$\frac{1{,}115}{1{,}080}$	$\frac{1{,}215}{1{,}080}$	$\frac{1{,}315}{1{,}080}$
Faktor	1	1,032	1,125	1,217

Nach Multiplikation des aus der Messung ermittelten Extinktionskoeffizienten (ε) mit den entsprechenden Faktoren ergeben sich aus dem genannten Nomogramm die dazugehörigen Transmissionswerte ($T\%$).

Werden die für die einzelnen Metertiefen ermittelten Transmissionswerte auf den Oberflächenwert (100%) bezogen, so erhält man den relativen Strahlungsabfall ($s\%$) für die entsprechenden Tageszeiten, womit die erste Aufgabe (a)gelöst ist. Die bisher berechneten Daten sind in Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6

Meßdaten				Berechnete Daten											
12 Uhr				14/10 Uhr				16/8 Uhr				18/6 Uhr			
Tiefe/m	S%	T%	ε	ε	T%	S%	Tiefe/m	ε	T%	S%	Tiefe/m	ε	T%	S%	Tiefe/m
0	100					100	0			100	0			100	0
		70	0,36	0,37	69			0,40	67			0,44	65		
1	70					69	1			67	1			65	1
		80	0,23	0,24	79			0,26	77			0,28	75		
2	56					54	2			52	2			49	2
		85	0,16	0,16	85			0,18	83			0,19	83		
3	47					46	3			43	3			41	3
		84	0,17	0,17	84			0,19	83			0,20	82		
4	40					39	4			36	4			34	4
		88	0,13	0,13	88			0,15	86			0,16	85		
5	35					34	5			31	5			29	5

d) Der Anschluß der Absolutwerte über der Wasseroberfläche an die Messungen unter dem Wasserspiegel erfolgt nach Abzug des Reflexionsverlustes. Der auf diese Weise ermittelte Wert wird Oberflächenwert genannt. Die Abhängigkeit des Reflexionsverlustes von der Sonnenhöhe ergibt sich aus Abb. 2 (nach DIRMHIRN 1953).

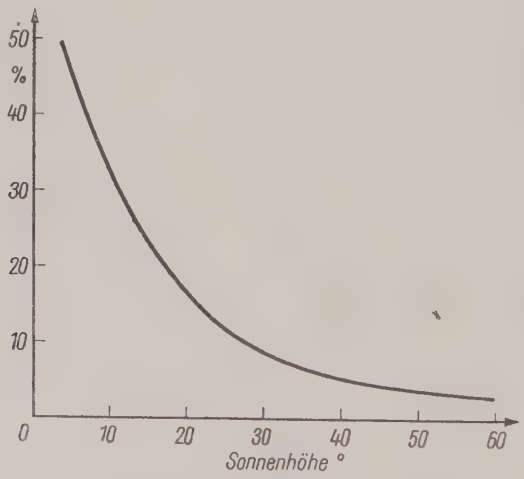


Abb. 2. Abhängigkeit der Reflexion an der Wasseroberfläche von der Sonnenhöhe.

Tabelle 7 (vgl. Tabelle 2)

Zeit	12	14/10	16/8	18/6
Reflexionsverlust/%	3	3	6,3	19,5
Oberflächenwert Klx	113,0	102,3	67,9	24,1

Damit sind die Voraussetzungen für die Berechnung der Luxwerte mit Hilfe der relativen Transmission für die 5-m-Wassertiefe erfüllt.

Es ergibt sich (Lösung der zweiten Aufgabe (β) vgl. S. 388):

Tabelle 8

Zeit	12	14/10	16/8	18/6
Rel. Anteil der eingedrungenen Strahlung in 5 m	35%	34%	31%	29%
Klx in 5 m	39,5	34,6	21,0	5,6

Im Anschluß an die Behandlung dieser Aufgaben interessiert in bestimmten Fällen (vgl. Kap. VI) auch der Verlauf der absoluten und der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke innerhalb eines bestimmten Zeitabschnittes.

Die absolute Änderung der Beleuchtungsstärke entspricht mathematisch dem Differenzenquotienten $\frac{\Delta i}{\Delta t}$. Die relative Änderung der Beleuchtungsstärke ist gleich der prozentuellen Änderung der Beleuchtungsstärke gegenüber dem mittleren Wert in dem betreffenden Zeitabschnitt, der in allen Fällen auf 15 Minuten festgesetzt wurde:

$$\frac{(i_n - i_{n-1}) \cdot 100}{I} = {}^{\Delta i}/_{15}\%$$

$$I \text{ (Mittelwert)} = \frac{i_n + i_{n-1}}{2}$$

i_n: Beleuchtungsstärke am Ende des n-ten Zeitintervalls
i_{n-1}: Beleuchtungsstärke am Anfang des n-ten Zeitintervalls.

Die Berechnung der absoluten und der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke sei am Beispiel des Tagesverlaufes vom 15. Juni für einige Zeitabschnitte durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 9 zusammengestellt.

Tabelle 9

Zeitintervall (Tageszeit)	$i_n - i_{n-1}$ (klx)	${}^{i}/_{15}$ (klx)	I (klx)	${}^{\Delta i}/_{15}\%$
4.30— 4.15	5,0— 2,5	2,5	3,7	67
5.30— 5.15	19,5— 15,0	4,5	17,2	26
6.30— 6.15	41,0— 35,5	5,5	38,2	44
7.30— 7.15	62,5— 57,5	5,0	60,0	8
8.30— 8.15	81,5— 77,5	4,5	79,2	6
9.30— 9.15	98,5— 95,0	3,5	96,7	4
10.30—10.15	111,0—108,5	2,5	109,7	2
11.45—11.30	116,6—116,6	0,0	116,6	0

In Abb. 3 ist der Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche und in 5 m Wassertiefe dargestellt. Außerdem wird der Verlauf der absoluten (3b) und der relativen (3c) Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 Minuten angegeben.

B. Quantitative Planktonfänge

Für quantitative Planktonfänge sind bis heute zahlreiche Geräte zur Verwendung gekommen, ohne daß man einer bestimmten Methode den uneingeschränkten Vorzug zubilligen könnte. Erst in jüngerer Zeit ist vom Methodenkomitee der IVL eine kritische Prüfung der Methoden der quantitativen Planktonforschung angeregt worden, die zur Zeit durchgeführt wird (Elster 1958). Aus diesem Grunde erscheint es mir notwendig, meine Fangmethode und die ihr

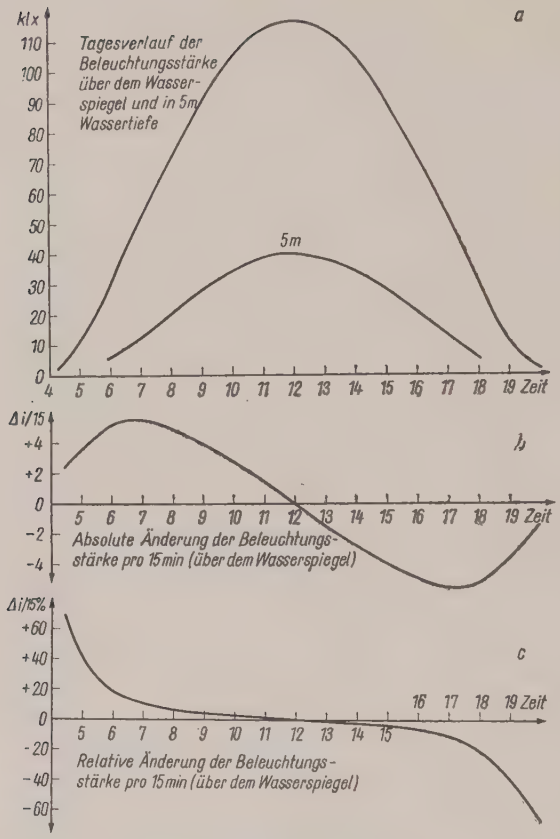


Abb. 3. Auswertungsbeispiel.

zugrunde liegenden Gedankengänge an dieser Stelle ausführlicher zu behandeln, zumal im Zusammenhang mit speziellen Fragen eine besondere Fangtechnik angewendet wurde.

Es ist das Ziel der vorliegenden Untersuchungen, die Ergebnisse der Planktonfänge weitgehend unter dem Aspekt der Lichteinwirkung zu betrachten. Soweit es sich um Zooplankton handelt, das an einer tagesrhythmischen, vertikalen Wanderung teilnimmt, besteht kein Zweifel an der hervorragenden Bedeutung des Lichtfaktors für dieses Phänomen. Es gibt aber auch andere Faktoren, welche die Planktonverteilung beeinflussen können. Diese im einzelnen noch zu besprechenden Faktoren sind an verschiedenen Stellen eines Sees durchaus nicht immer gleich, und es ist daher auch nicht zu erwarten, daß die Vertikalverteilung an allen Punkten eines Sees annähernd dieselbe ist.

Aus diesem Grund kann es nicht Aufgabe derartiger Untersuchungen sein, durch Fänge von verschiedenen Fangstationen aus, ein repräsentatives Bild der vertikalen Verteilung des Planktons für den ganzen See zu ermitteln. Klarere Ergebnisse sind bei der Beschränkung der Untersuchungen auf ein bestimmtes Areal innerhalb eines Sees zu erwarten, weil hier reelle Unterschiede in der Vertikalverteilung, die auf örtlich verschiedene Milieufaktoren zurückzuführen sind, kaum

mehr in Betracht kommen. Der Wahl eines bestimmten Areals kommt auch insofern besondere Bedeutung zu, als der Verlauf der Beleuchtungsstärke über einem See an verschiedenen Stellen sehr unterschiedlich sein kann. Auch die optischen Eigenschaften eines Gewässers sind keinesfalls überall dieselben (z. B. Mahringer 1958).

Es seien nun jene Faktoren besprochen, die innerhalb eines Areals wirksam werden können und daher bei der Beurteilung der Vertikalverteilung im Zusammenhang mit dem Lichtfaktor zu falschen Resultaten führen können.

1. Faktoren, welche die Vertikalwanderung und die Vertikalverteilung durch unmittelbare Einwirkung auf die Organismen unter Umständen beeinflussen können.
   a) Temperatur:
      Bisher zahlreiche, aber sehr uneinheitliche Beobachtungen, die keine Verallgemeinerung zulassen (z. B. Worthington 1931 und Kikuchi 1930).
   b) Chemismus:
      In erster Linie ist an die Rolle des Sauerstoff- und Kohlendioxydgehalts zu denken. Vor allem experimentelle Beobachtungen (z. B. Ubrig 1952).
   c) Phytoplanktonverteilung (Smith, E. F., und Baylor, E. R. 1953).
2. Faktoren, welche zu einer passiven Verlagerung des Planktons führen.
   a) Verlagerung der Isothermen, Temperaturwellen (Demoll 1922, Elster 1958).
   b) Strömungen (Ragotzkie und Bryson 1953).

Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf ein begrenztes Areal innerhalb eines Gewässers bleiben von den örtlichen Milieuunterschieden im wesentlichen solche in vertikaler Richtung. Das besondere Interesse gilt daher etwaigen Unterschieden, die sich im Laufe der mehrere Monate dauernden Untersuchungen einstellen könnten. Derartige Unterschiede vermögen unter Umständen die Vergleichbarkeit verschiedener Vertikalverteilungen unter dem Aspekt der Lichteinwirkung mehr oder weniger zu beeinträchtigen. Die Rolle etwaiger Temperatureinflüsse läßt sich durch Temperaturmessungen, die stets gleichzeitig mit den Planktonfängen durchgeführt wurden, feststellen. Chemismus und Phytoplanktonverteilung spielen nur bei deutlicher Zonierung innerhalb der Wasserschicht eine merkbare Rolle. Dies ist in beiden der untersuchten Seen nicht der Fall. Außerdem unterliegen beide Faktoren zeitlich keinen bedeutenden Schwankungen während der Untersuchungsdauer. Eine Ausnahme betrifft den Sauerstoffgehalt in den Tiefenschichten des Lunzer Obersees (vgl. S. 418).

Eine Verlagerung der Isothermen läßt sich durch fortgesetzte Temperaturmessungen oder Registrierungen in einfacher Weise verfolgen. Aus dem Lunzer Untersee wurden Seiches mit einer Amplitude von 1 m und einer Schwingungsdauer von 4 Stunden beschrieben (Exner 1928, zitiert nach Ruttner 1952), so daß auf derartige Störungen zu achten war. Es kann aber schon an dieser Stelle vorweggenommen werden, daß während der speziellen Untersuchungen innerhalb der entsprechenden Schichten keine Störungen dieser Art festgestellt werden konnten, was dem ausgesprochen ruhigen Witterungscharakter während dieses Zeitabschnittes zuzuschreiben ist.

Eine genaue Kontrolle der geringen, nichtrhythmischen Wasserbewegungen, der eigentlichen Strömungen, die durch Temperaturunterschiede (Konvektionsströmungen), leichte Windeinwirkung usw. zustande kommen, war nicht möglich.

Durch die Eigenbeweglichkeit des Zooplanktons werden jedoch Störungen dieser Art kaum in Erscheinung treten. Lediglich bei Hochwasser, stärkerer Windeinwirkung, starken Regenfällen usw. werden Strömungen schließlich an Bedeutung gewinnen, so daß man Fehler nur vermeiden kann, wenn die Untersuchungen grundsätzlich auf sehr ruhige Witterungsabschnitte beschränkt werden.

1. Apparatur und Fangmethodik

Das Fanggerät entspricht in Aufbau und Arbeitsweise prinzipiell dem bekannten Lunzer Wasserschöpfer nach Ruttner, so daß sich eine genauere Beschreibung erübrigt. Es sei lediglich auf einige Besonderheiten hingewiesen, durch welche sich das Gerät von den älteren Modellen unterscheidet (Abb. 4):

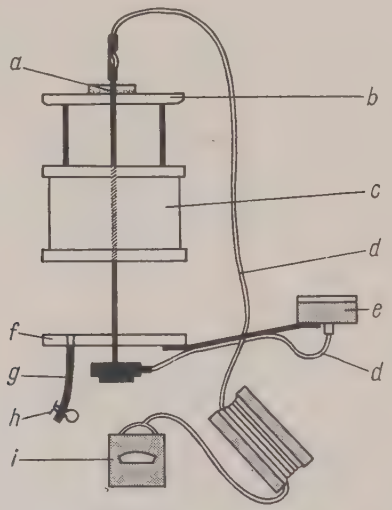


Abb. 4. Schematisierte Darstellung des verwendeten Planktonschöpfers. Mit Ausnahme der schraffierten Teile ist das Gerät aus klarem Plexiglas gearbeitet.
a Auslösemechanismus zum Schließen des Gerätes (erfolgt durch Zug am elektrischen Kabel); *b* Deckel des Fanggerätes; *c* Rohrteil des Fanggerätes; *d* elektrisches Kabel; *e* Kapsel für das Photoelement; *f* Boden des Fanggerätes; *g* Schlauch zum Entleeren des Schöpfers; *h* Schlauchklemme; *i* μ-Ampèremeter.

1. Das Fassungsvermögen beträgt 4 l. Der Abstand von Boden- und Deckplatte gegenüber dem Mittelteil beträgt bei geöffnetem Schöpfer 11,5 cm bzw. 9,5 cm.
2. Um eine Schattenwirkung des Gerätes zu vermeiden, wodurch eine unter Umständen erfolgreiche Fluchtreaktion der schnellschwimmenden Plankter hervorgerufen werden könnte, war das Gerät in der Hauptsache aus Plexiglas gearbeitet.
3. An der Bodenplatte konnte mit Hilfe eines Trägers ein Photoelement befestigt werden. Das aus der wasserdichten Kapsel des Photoelementes führende Kabel wurde in ein kleines, ebenfalls wasserdichtes Messinggehäuse unterhalb der Bodenplatte geleitet. Es konnte dort an das lange Kabel angeschlossen werden, das durch die aus Messing gearbeitete Mittelachse des Schöpfers lief. An diesem Kabel, das zu dem im Boot befindlichen Meßgerät führte, war der Schöpfer mehrfach befestigt und konnte in die gewünschte Tiefe versenkt werden. Im Mittelteil des Schöpfers war ein Thermometer angebracht.

Die früher häufig angenommene gleichmäßige Horizontalverteilung des Planktons trifft nicht immer zu (z. B. Tonolli 1958). Großräumige Unterschiede, wie sie z. B. Elster (1958) auf Grund früherer Untersuchungen vom Bodensee be-

schreibt, werden durch die Beschränkung der Fänge auf ein begrenztes Areal nicht in die Fangergebnisse eingehen. Es bleiben die Unterschiede auf engerem Raum, wie sie vor allem durch hydrographische Faktoren: lokal begrenzte Strömungsdifferenzen, Staueffekte usw. (RAGOTZKIE und BRYSON 1953), aber auch auf biologische Faktoren zurückzuführen sind (ELSTER 1958, TONOLLI 1958, SIEBECK 1960). Durch sie kann es zu Zufallsergebnissen kommen, insbesondere dann, wenn die Fänge an einer bestimmten Stelle durchgeführt werden. Aus diesem Grunde sind alle Planktonfänge vom treibenden Boot aus vorgenommen worden.

Nach zahlreichen Versuchen im Verlauf des ersten Jahres meiner Untersuchungen kam ich zu verhältnismäßig einheitlichen Ergebnissen (d. h. keine störenden Differenzen der Gesamtfangzahl innerhalb der untersuchten Wassersäule), wenn die Fänge mindestens achtmal pro Metertiefe wiederholt wurden. Das in einzelnen Tuben gesammelte und aus gleicher Tiefe erbeutete Plankton konnte bereits im Boot auf grobe Unterschiede in der Gesamtmenge kontrolliert werden. Bei auffallenden Unterschieden konnten gegebenenfalls weitere Proben entnommen werden. Der Abstand der einzelnen Stufenfänge betrug stets 1 m. Das im Boot filtrierte Plankton je zweier Schöpfproben (2×4 l) aus gleicher Tiefe wurde zusammengelegt und in Formol fixiert. Der Fang wurde unter dem Mikroskop vollständig ausgezählt und wird im folgenden als Stichprobe bezeichnet.

2. Auswertung

Die Interpretation der Fangergebnisse erfolgt nach der Darstellung des vertikalen Verteilungsbildes und der Fangzahlen. Die Wanderungen des Planktons führen in beiden Seen zu einem deutlichen, tagesperiodischen Massenwechsel, so daß prinzipielle Informationen einfach zu gewinnen sind. Schwieriger wird es, wenn geringere Unterschiede der Planktonverteilung zu beurteilen sind, wie sie unter bestimmten Bedingungen zustande kommen können. In diesem Fall muß zunächst statistisch geprüft werden, welche der festgestellten Unterschiede grundsätzlich für die weitere Interpretation verwendbar sind. Aus den ungefähr konstanten Variationskoeffizienten und der Darstellung im Wahrscheinlichkeitsnetz der Normalverteilung mit logarithmischer Abszissenteilung ergab sich, daß die Fangzahlen (x) der einzelnen Stichproben aus gleicher Tiefe logarithmisch verteilt sind. Nach logarithmischer Transformation der Originalwerte ($y = 100 \log [x + 1]$) waren die Voraussetzungen für die Anwendung der Varianzanalyse praktisch erfüllt (WETTE, schriftliche Mitteilung).

III. DAS OPTISCHE MILIEU DER UNTERSUCHTEN GEWÄSSER

Die Untersuchungen wurden im Lunzer Unter- und Obersee durchgeführt. Über die physikalischen und chemischen Eigenschaften beider Gewässer informieren die Arbeiten von RUTTNER (1929/30) und MÜLLER (1938). Einige wesentliche morphometrische Unterschiede sind aus der Arbeit von GÖTZINGER (1912) in Tabelle 10 zusammengestellt. Weitere Einzelheiten vermitteln die beiden Übersichtskarten (Abb. 5 und 6), in welche das Fangareal ebenfalls eingezeichnet wurde.

Tabelle 10

	Lunzer Untersee	Lunzer Obersee
Seehöhe	608 m	1 113 m
Areal	678 690 m²	78 574 m²
Volumen	13 585 410 m³	342 212 m³

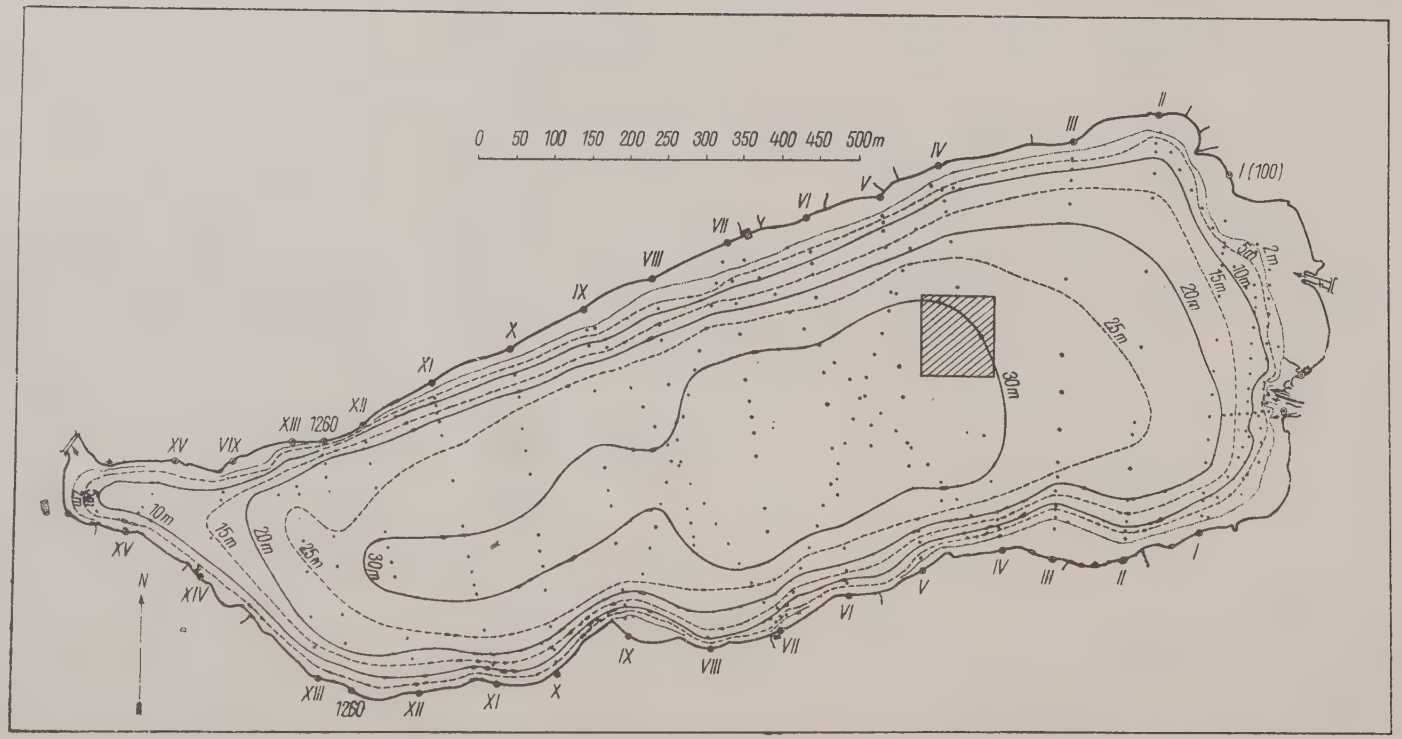


Abb. 5. Karte des Lunzer Untersees nach Dr. GUSTAV GÖTZINGER, vereinfacht. Fangareal schraffiert.

Abb. 6. Karte des Lunzer Obersees nach Dr. Gustav Götzinger, vereinfacht. Fangareal schraffiert.

Im Zusammenhang mit meinen Untersuchungen beschränke ich mich auf die Beschreibung des optischen Milieus.

Im vorhergehenden Abschnitt waren jene Faktoren erwähnt worden, die unter Umständen geeignet sind, die Betrachtung der Vertikalverteilung und deren Veränderungen unter dem Aspekt der Lichteinwirkung mehr oder weniger zu stören. Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf ein begrenztes Areal und ruhige Witterungsabschnitte ist die Möglichkeit gegeben, die behandelten, störenden Einflüsse weitgehend auszuschalten. Die verbleibenden Störungen werden jedoch gegenüber dem Lichtfaktor, dem wir im Zusammenhang mit der Vertikalwanderung keine modifizierende, sondern die induzierende Wirkung zuschreiben, in den Hintergrund gedrängt. Dadurch können die Untersuchungsergebnisse in direktem Zusammenhang mit den Beleuchtungsverhältnissen betrachtet und diskutiert werden. Drei Gründe rechtfertigen diese Behauptung:

1. Das Licht unterliegt im Laufe eines Tages den größten zeitlichen Änderungen gegenüber allen anderen im Wasser wirkenden Faktoren.

2. Das Licht ist jener Faktor, der auf seinem Wege durch das Wasser in vertikaler Richtung auf engem Raum die größten Unterschiede aufweist.
3. Das Zooplankton zeigt gegenüber dem Lichtfaktor eine hohe Empfindlichkeit.

Die zeitlichen Änderungen des Lichtes werden in einem späteren Kapitel behandelt. Hier interessieren die charakteristischen Kennzeichen des Strahlungsklimas im Wasser.

In Tabelle 11 sind die Werte der relativen, spektralen Transmission für beide Lunzer Seen zusammengestellt. Der aus diesen Angaben resultierende Kurvenverlauf ist in Abb. 7 dargestellt.

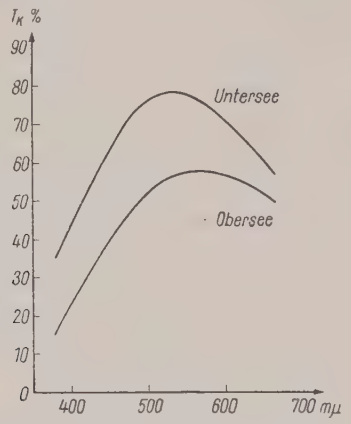


Abb. 7. Relative Transmission im Lunzer Unter- und Obersee.

Tabelle 11

Opt. Schwerpunkt des Meßbereiches	Relative Transmission T_k %	
	Untersee	Obersee
375 mμ	35	15
445 mμ	62	38
529 mμ	78	57
587 mμ	73	58
654 mμ	58	51

Daraus ergeben sich als charakteristische Unterschiede einmal die in allen Spektralbereichen höhere Transmission im Lunzer Untersee und darüber hinaus ein bemerkenswerter Unterschied in der Lage der Transmissionsmaxima. Das Maximum des Untersees befindet sich im Bereich der grünen Strahlung, zwischen 500 bis 550 mμ, das Maximum des Obersees im Bereich der orangen Strahlung, zwischen 550 bis 600 mμ.

Die wesentlichen Unterschiede beider Seen fallen somit in einen Spektralbereich, der im Zusammenhang mit der Lage der Planktonmaxima besonders interessant ist (vgl. Ullyott 1938, Schröder 1959).

Nun entspricht die relative Transmissionskurve nicht der tatsächlich vorhandenen, absoluten Strahlungsverteilung, welche bekanntlich aus dem Zusammenwirken der absoluten Spektralverteilung über der Wasseroberfläche und der selektiven Filterwirkung des Wassers entsteht. Der daraus resultierende

Kurvenverlauf gibt erst die wirklichen Strahlungsverhältnisse wieder, welche jedoch nur in den obersten Wasserschichten gegenüber der relativen Transmissionskurve erheblicher abweichen. Mit zunehmender Wassertiefe nähern sich beide Kurven in zunehmendem Maße (vgl. SAUBERER 1939).

In Abb. 8 ist die absolute Spektralverteilung für die 2-m-Wassertiefe dargestellt. Der Berechnung wurden die relativen Transmissionswerte (vgl. Abb. 7) und die absolute Spektralverteilung vom 15. Juni (über dem Untersee) nach Abzug des Reflexionsverlustes und des Oberflächeneffektes (BERGER 1958, MAHRINGER 1958) zugrunde gelegt.

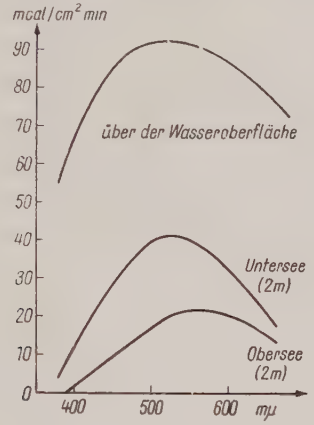


Abb. 8. Absolute Spektralverteilung am 15. Juni, 11 Uhr, über der Wasseroberfläche und in jeweils 2 m Wassertiefe.

Aus dem Vergleich der relativen und der absoluten Spektralverteilung geht hervor, daß die Unterschiede für unsere Betrachtungen nicht wesentlich sind, so daß das optische Milieu auch ohne Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse über der Wasseroberfläche angegeben werden kann.

IV. ALLGEMEINE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERTIKALWANDERUNG

Die folgenden Untersuchungen hatten das Ziel, ein allgemeines Bild über den Ablauf der Vertikalwanderung zu gewinnen und darüber hinaus, die Schwerpunkte für weitere spezielle Untersuchungen festzulegen.

A. Untersuchungen im Lunzer Untersee

Die Planktonfänge wurden an fünf wolkenlosen Augusttagen (1., 5., 19., 28., 29. August) in 1-m-Abständen bis in eine Tiefe von 18 m vorgenommen. Jede der fünf Fangserien besteht aus vier Schöpfproben (16 l) pro Metertiefe. In der Darstellung ist jeweils der Mittelwert (bezogen auf 8 l) des Planktons aus allen (5 × 4) Schöpfproben (80 l) angegeben. Der Verlauf der Beleuchtungsstärke (Abb. 9) wurde für den 1. und 29. August angegeben. Die Werte der übrigen Tage liegen zwischen beiden Angaben.

Bei einer weiteren Untersuchung am 6. September 1958, einem ebenfalls wolkenlosen Tage, wurden die Planktonfänge auf die Wasseroberfläche beschränkt und

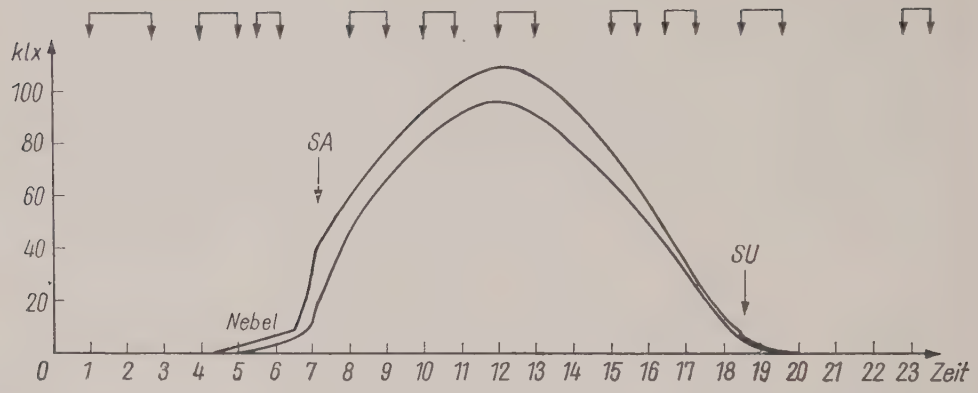


Abb. 9. Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche am 1. August und 29. August 1958. Dazwischen liegen die Werte für die übrigen, wolkenlosen Augusttage. Die verbundenen Pfeile geben die Zeiten an, innerhalb derer die Planktonfänge vorgenommen wurden. SA Sonnenaufgang, SU Sonnenuntergang.

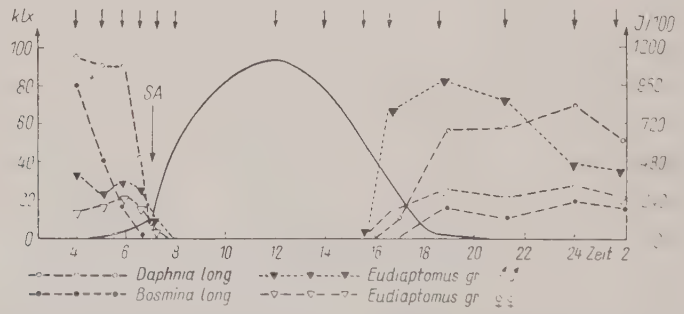


Abb. 10. Verlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche (Untersee) am 6. September 1958. Die Pfeile geben die Fangzeiten an. In der Darstellung sind außerdem die Individuenzahlen der Fänge an der Wasseroberfläche pro 100 l eingetragen. Zur Fangmethodik in diesem Falle vgl. S. 443.

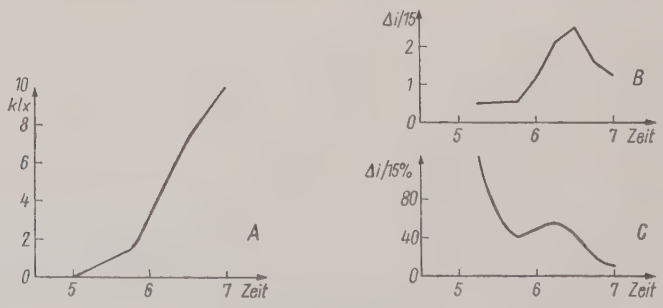


Abb. 11.
A Verlauf der Beleuchtungsstärke unmittelbar unter der Wasseroberfläche in den frühen Morgenstunden des 6. September 1958. Zu dieser Zeit lag eine dichte Nebeldecke unmittelbar über der Wasseroberfläche; B Verlauf der absoluten Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min; C Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min.

hier mit Hilfe eines gewöhnlichen Wassereimers (vgl. S. 443) zu den angegebenen Zeiten (Abb. 10) jeweils 100 l Wasser geschöpft und das Plankton vollständig ausgezählt. In der frühen Morgendämmerung waren die noch nicht registrierbaren Beleuchtungsstärken mit einem Photoelement in 5-Minuten-Abständen gemessen worden (Abb. 11).

Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 12 bis 19)

1. Allgemeine Feststellungen

a) Die Zooplanktonverteilung ist über die gesamte untersuchte Wassersäule von 0 bis 18 m in keinem Falle gleichmäßig. Die oberen Schichten, bis in eine Tiefe von 10 bis 12 m, beherbergen zu jeder Tageszeit die Hauptmasse des Planktons. In größerer Tiefe (auch bis zum Seegrund, vgl. RUTTNER 1929/30) werden stets zahlreiche Plankter angetroffen, doch bleiben die Individuenzahlen pro Fangeinheit in der Regel hinter jenen der oberen Wasserschichten zurück.

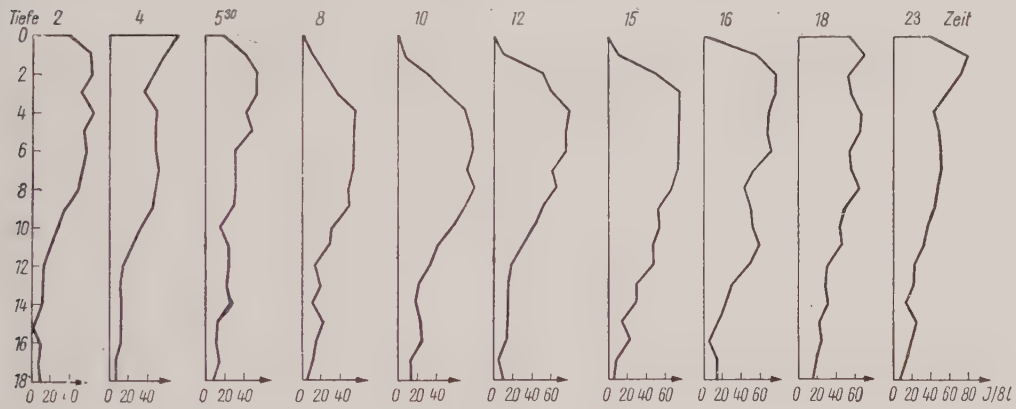


Abb. 12. *Daphnia longispina.*

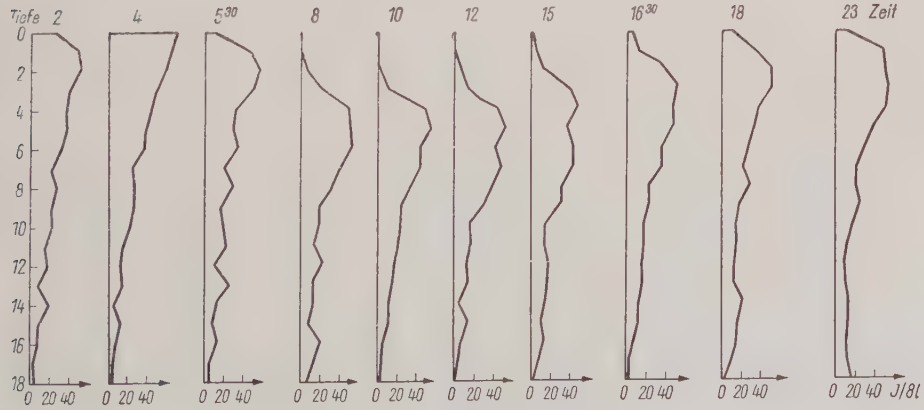


Abb. 13. *Bosmina longispina.*

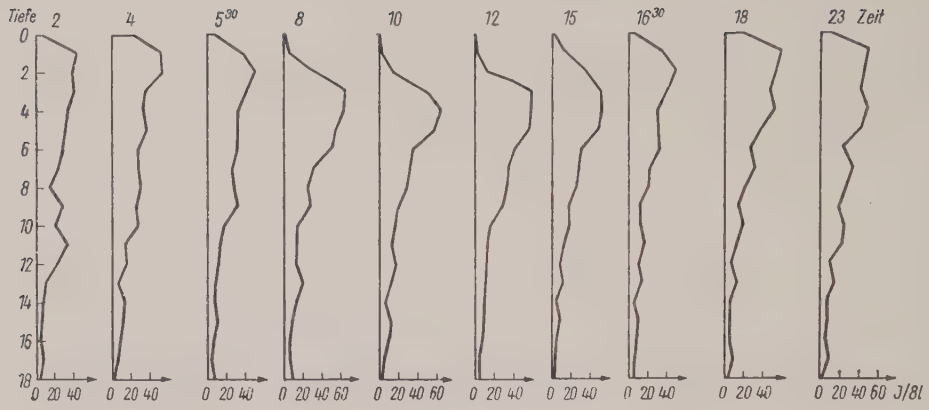


Abb. 14. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.

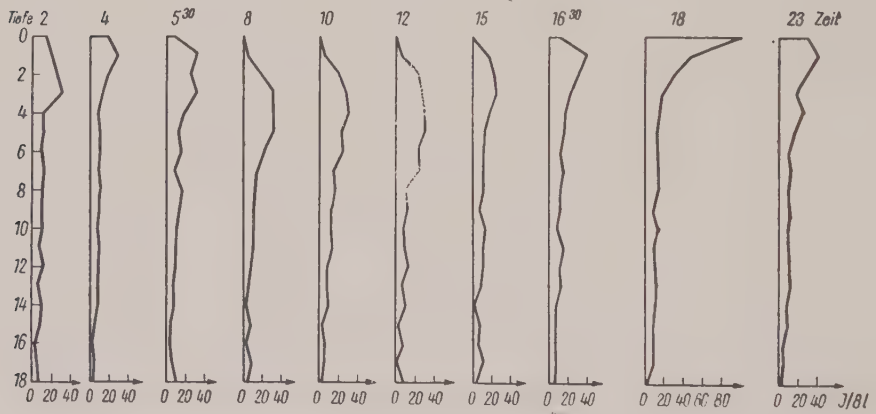


Abb. 15. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

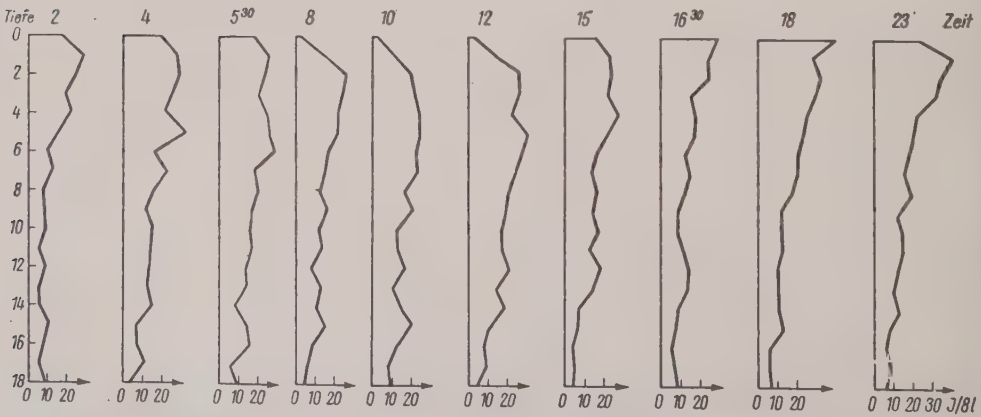


Abb. 16. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes (es handelt sich um die noch nicht geschlechtsreifen Altersstadien).

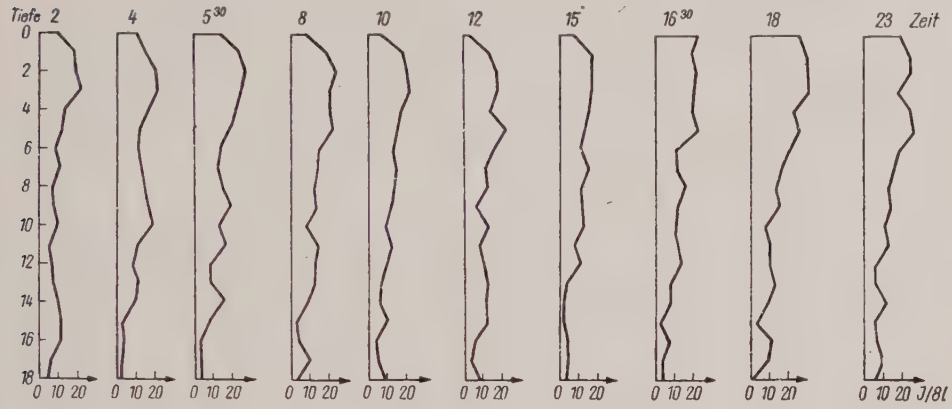


Abb. 17. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

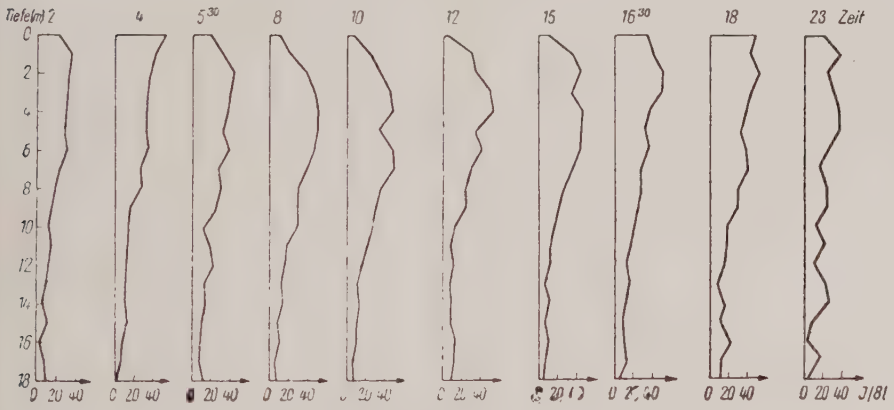


Abb. 18. *Cyclops tatricus* ♀♀.

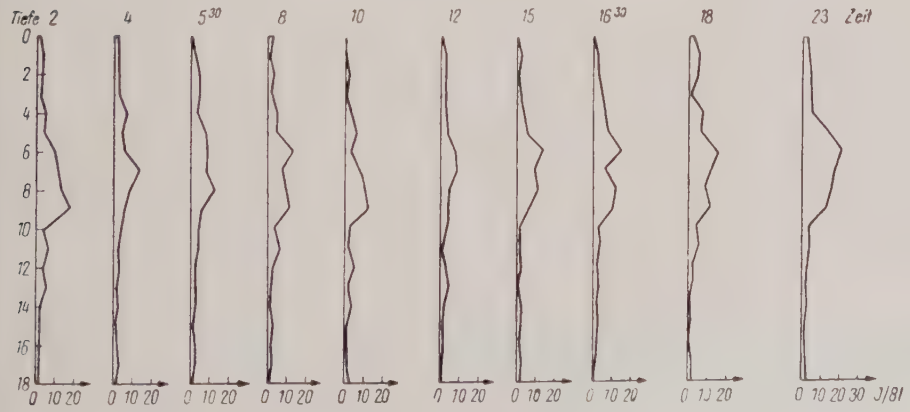


Abb. 19. *Cyclops tatricus* ♂♂.

b) Die Verteilungsbilder zeigen im Laufe eines Tages beträchtliche vertikale Verschiebungen. Mit Zunahme der Tageshelligkeit findet eine Wanderung des Planktons in die Tiefe statt. Mit Abnahme der Tageshelligkeit werden die oberflächlichen Wasserschichten wieder stark bevölkert. Die tagesrhythmischen Unterschiede in der Vertikalverteilung werden innerhalb der ersten 5-m-Zone besonders deutlich.
c) Die Abwärtswanderung beginnt vor Sonnenaufgang (< 1 klx)[1]).
d) Die Abwärtswanderung ist vor Sonnenhöchststand beendet.
e) Eine Aufwärtswanderung ist wenige Stunden nach Sonnenhöchststand feststellbar. Zwischen dem Ende der Abwärtswanderung und dem Beginn der Aufwärtswanderung befindet sich das vertikale Verteilungsbild in einer relativ stabilen Phase. Es ist dadurch charakterisiert, daß die Zunahme der Individuenzahlen mit fortschreitender Tiefe rascher zum Maximum erfolgt, als darüber hinaus die Abnahme der Individuenzahlen in größere Tiefe.
f) Die am Mittag aufwärts wandernden Plankter erreichen die Wasseroberfläche bereits bei einer Beleuchtungsstärke (zahlreiche Tiere im Oberflächenfang bei etwa 20 bis 30 Klx), die erheblich über jener liegt, welche am frühen Morgen, zur Zeit der starken Abwärtswanderung, dort anzutreffen war (nur wenige Tiere im Oberflächenfang bei etwa 10 Klx).
g) Die Individuenzahlen in etwa 8 bis 18 m Tiefe bleiben zu allen Tageszeiten verhältnismäßig gleich.
h) In der Nacht nehmen die Individuenzahlen unmittelbar unter der Wasseroberfläche erheblich ab.
i) In der ersten Dämmerung am frühen Morgen[2]) ist unmittelbar unter der Wasseroberfläche stets eine vermehrte Ansammlung der Cladoceren feststellbar, die nur als Aufwärtswanderung gedeutet werden kann. Die Copepoden beteiligen sich an dieser frühen Aufwärtswanderung höchstens in erheblich geringerem Maße. Diese Dämmerungswanderung am frühen Morgen geschieht während einer hohen relativen Zunahme der Beleuchtungsstärke (vgl. Abb. 11C).

2. Spezielle Feststellungen

a) *Bosmina longispina* (Abb. 13) verläßt als erster Vertreter die oberflächlichen Schichten am frühen Morgen. Es folgen *Daphnia longispina* (Abb. 12) und darauf die Vertreter der Copepoden (Abb. 14/16), wobei die Jugendformen in der Regel weniger schnell als die Adulten die Oberflächenzone verlassen[3]).
b) Die Lage der Maxima der einzelnen, an der Wanderung teilnehmenden Plankter befindet sich in verschiedener Tiefe und ist nicht in allen Fällen gleichermaßen stark ausgeprägt. Hinsichtlich der Tiefenanordnung ergibt sich die gleiche Reihenfolge, die unter anderen für den Beginn der Abwärtswanderung festgestellt worden war: das Maximum von *Bosmina longispina* nimmt die tiefste Lage ein, und die übrigen Vertreter erreichen eine um so geringere Tiefe, je später sie die Wasseroberfläche verlassen.

---

[1]) Alle Versuche, das Ende der Aufwärtswanderung in der frühen Morgendämmerung und den Beginn der Abwärtswanderung zeitlich genauer festzulegen, scheiterten.

[2]) Mit dem mir zur Verfügung stehenden Photoelement war eine Messung dieser geringen Beleuchtungsstärken nicht möglich.

[3]) Die im August und September in äußerst geringer Menge vorkommenden Nauplien reichten nicht aus, irgendwelche Informationen zu gewinnen.

c) Die Wasseroberfläche wird am Spätnachmittag in umgekehrter Reihenfolge wieder erreicht. Die Männchen von *Eudiaptomus gracilis* sammeln sich gegenüber allen anderen Vertretern (einschließlich der Weibchen und Jugendformen der eigenen Art) in besonders ausgeprägtem Maße und am frühesten unmittelbar unter der Wasseroberfläche an. Dieses eigentümliche Verhalten wurde bereits von RUTTNER (1929/30) geschildert. Im Schluchsee machte SCHRÖDER (1959) dieselbe Beobachtung.

d) Die Weibchen von *Cyclops tatricus* bilden kein ausgeprägtes Maximum am Ende der Abwärtswanderung. Sie sind zwischen 1 bis 10 m verhältnismäßig gleichförmig verteilt. Die Männchen derselben Art sind dagegen zu allen Tages- und Nachtzeiten zwischen 5 bis 10 m Tiefe anzutreffen. Trotz der konstanten Lage des Maximums finden sich in den Abend- und Nachtstunden stets einige Tiere auch knapp unter der Wasseroberfläche, während sie tagsüber dort fehlen.

B. Untersuchungen im Lunzer Obersee

Die Planktonfänge wurden an drei wolkenlosen Oktobertagen (5., 7., 8. Oktober 1957) in 1-m-Abständen bis zum Seegrund (15 m) durchgeführt. Jede der drei Fangserien besteht aus vier Schöpfproben (16 l) pro Metertiefe. In der Darstellung ist der Mittelwert (bezogen auf 8 l) des Planktons aus allen (3×4) Schöpfproben (48 l) für jede Metertiefe angegeben. Die Fangzeiten waren um 5, 7, 8, 10, 11, 14, 16.30 Uhr angesetzt.

Die Unterschiede im Verlauf der Beleuchtungsstärke der verschiedenen Tage sind so gering, daß allein das Beispiel vom 5. Oktober angeführt werden kann (Abb. 20)[1]).

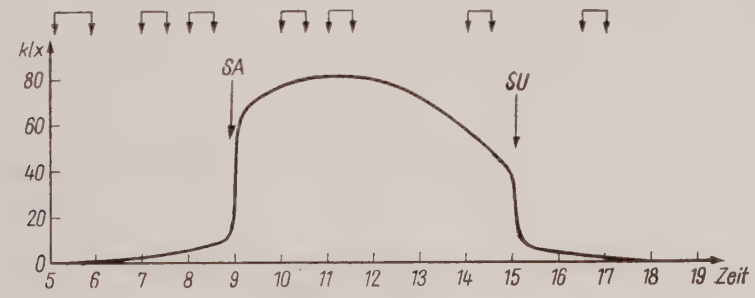


Abb. 20. Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche des Obersees am 5. Oktober 1957. Die verbundenen Pfeile geben die Fangzeiten an. SA Sonnenaufgang, SU Sonnenuntergang.

Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 21 bis 25)

1. Allgemeine Feststellungen

a) Die Planktonverteilung ist in keinem Falle über die gesamte Wasserschicht gleichmäßig. Die Hauptmasse bevölkert die obere Wasserschicht bis in etwa 10 bis 12 m Tiefe. Im Gegensatz zum Untersee befindet sich darunter eine planktonfreie Zone, die bis zum Seegrund reicht.

[1]) Der asymmetrische Kurvenverlauf der Beleuchtungsstärke über dem See ist durch dessen Lage bedingt. Während gegen 10 Uhr die Horizontüberhöhung rings um den See im Sonnenschein liegt und damit die Reflexstrahlung der Hänge von allen Seiten wirksam wird, befinden sich bereits um die Mittagszeit weite Teile des südlichen und südwestlichen Ufers im Schatten.

b) Die tagesrhythmischen Verschiebungen des vertikalen Verteilungsbildes bleiben hinter jenen des Untersees zurück, sind aber dennoch deutlich erkennbar, besonders innerhalb der obersten 3-m-Zone.
c) Die Abwärtswanderung beginnt vor Sonnenaufgang (Ausnahme: *Acanthodiaptomus denticornis*).
d) Die Abwärtswanderung ist vor Sonnenhöchststand beendet.
e) Die Aufwärtswanderung ist bereits vor dem frühen Sonnenuntergang feststellbar. Vorher befindet sich das vertikale Verteilungsbild in einer relativ

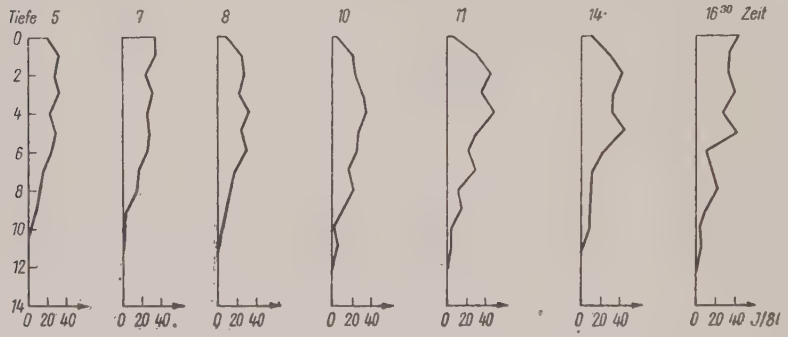


Abb. 21. *Daphnia longispina.*

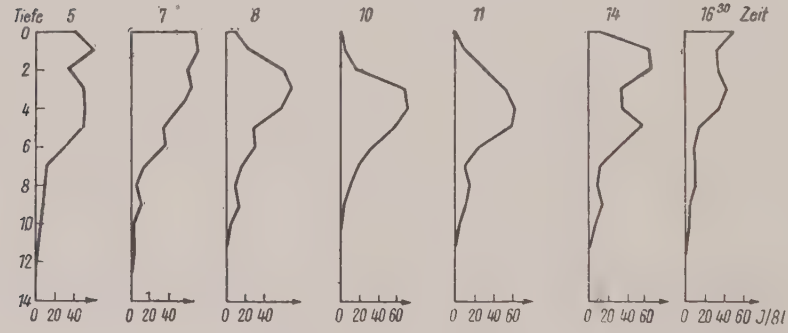


Abb. 22. *Bosmina longispina.*

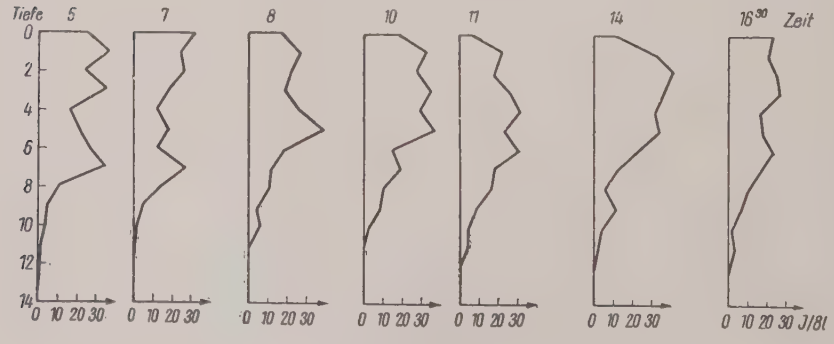


Abb. 23. *Acanthodiaptomus denticornis* ♂♂.

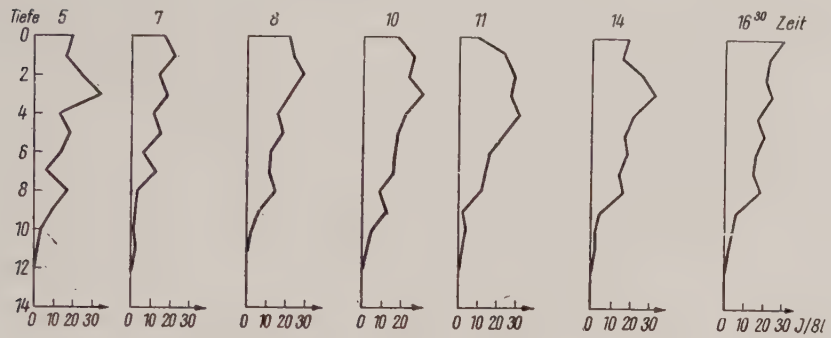


Abb. 24. *Acanthodiaptomus denticornis* ♀♀.

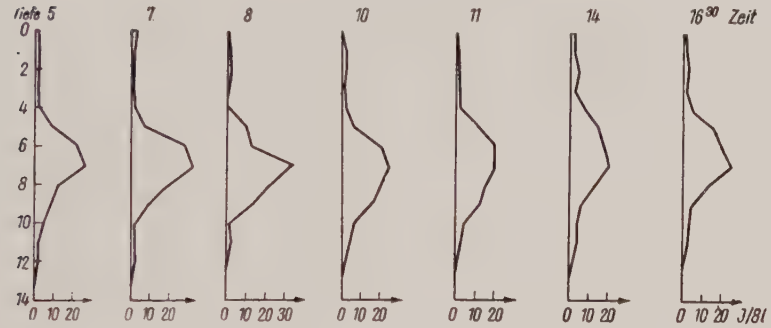


Abb. 25. *Cyclops tatricus* ♀♀.

stabilen Phase, in welcher wiederum die (bei den einzelnen Arten verschieden ausgeprägte) typische Verteilungsform realisiert ist.

f) Am Ende der Aufwärtswanderung ist die planktonfreie Tiefenzone nicht nach oben verbreitert.

g) Um Mitternacht ist die Individuenzahl der Cladoceren in der Nähe der Oberfläche geringer als in der frühen Morgendämmerung.

2. Spezielle Feststellungen

a) *Bosmina longispina* verläßt die oberflächlichen Schichten als erster Vertreter, gefolgt von *Daphnia longispina*, während bei *Acanthodiaptomus denticornis* erst nach Sonnenaufgang eine merkliche Verminderung der Individuenzahl in der Oberflächenschicht erkennbar wird.

b) Ein ausgeprägtes Tiefenmaximum haben die Weibchen von *Cyclops tatricus*. Eine tagesrhythmische Verschiebung konnte nicht festgestellt werden, obwohl in der Nacht stets einige wenige Tiere an der Oberfläche gefangen wurden (Abb. 28).

Aus diesen im einzelnen angeführten Beobachtungen in beiden Seen ergibt sich zusammenfassend:

1. Die tagesrhythmische Wanderung kann durch folgende Einzelphasen gekennzeichnet werden:

a) Aufwärtswanderung der Zooplankter in der frühen Morgendämmerung bei sehr geringer absoluter Beleuchtungsstärke und hoher relativer Zunahme derselben.
b) Rapides Abwärtswandern mit zunehmender Tageshelligkeit, aber bei geringerer, relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke.
c) Erreichen der Maximaltiefe (Tagestiefe) vor Sonnenhöchststand.
d) Aufwärtswanderung in den Nachmittagsstunden.
e) Abnahme der Individuenzahlen unmittelbar unter der Wasseroberfläche während der Nachtstunden.

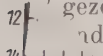
2. Aus der Beobachtung, daß zwischen dem Beginn der lichtbedingten Abwärtswanderung und der Tagestiefe eine Beziehung besteht, geht hervor, daß die Lage der Maxima weitgehend von den Strahlungsverhältnissen abhängt.
3. Der generelle Ablauf der Wanderung erfolgt in beiden Seen in gleicher Weise. Ein Unterschied ergibt sich insofern, als die Wanderamplitude im Obersee geringer ist.
4. In der oberen Wasserschicht (Untersee bis etwa 5 m, Obersee bis etwa 3 m) sind die tagesrhythmischen Wanderungen leicht erkennbar, weil es im Verlauf der Abwärtswanderung zu einer fast planktonfreien Zone unter der Wasseroberfläche kommt. Die Fangzahlen aus größerer Tiefe erfahren jedoch keine feststellbaren, tagesrhythmischen Änderungen. Über das Verhalten dieser Tiere kann aus dem Zahlenmaterial keine Aussage gewonnen werden. Die Tatsache, daß die planktonfreie Tiefenzone im Obersee am Ende der Aufwärtswanderung keine Verbreiterung nach oben erfährt, deutet jedoch auf die Möglichkeit, daß die Plankter sich nur in geringer Weise oder überhaupt nicht an den Wanderungen beteiligen. Ein unterschiedliches Verhalten gegenüber jenen Tieren, die sich in geringerer Tiefe befinden, müßte auf Außenfaktoren zurückzuführen sein. Aus bereits geschilderten Gründen kommen hierfür nur die Temperatur oder die Strahlungsverhältnisse in Betracht.

Damit ergeben sich als Schwerpunkte für weitere Untersuchungen zwei grundsätzliche Fragestellungen:

1. Welche Beziehung besteht zwischen den Strahlungsverhältnissen und der Lage der Maxima der wandernden Zooplankter? (Untersuchungen während der stabilen Phase der Vertikalwanderung, Kap. V.)
2. Gibt es Unterschiede im Ausmaß und Ablauf der Wanderung, die den herrschenden Strahlungsverhältnissen zugeschrieben werden können und welche Folgerungen ergeben sich daraus? (Spezielle Untersuchungen über die Vertikalwanderung, Kap. VI.)

V. UNTERSUCHUNGEN WÄHREND DER STABILEN PHASE DER VERTIKALVERTEILUNG

Aus der Beobachtung, daß zwischen dem Beginn der Abwärtswanderung am [illegible]chen Morgen und der Tagestiefe der Plankter eine Beziehung besteht, wurde der [illegible] gezogen, daß auch die Lage der Maxima von den Strahlungsverhältnissen [illegible]nd abhängt.



[illegible]nden Untersuchungen hatten daher das Ziel, Informationen über die [illegible]ima unter dem Einfluß verschiedener Strahlungsverhältnisse zu er-

Die fangtechnische Aufgabe bestand darin, Lage und Ausdehnung der Maxima hinreichend genau zu erfassen. Die für die notwendigen Fangwiederholungen erforderliche Zeit wurde gewonnen, indem die Fänge nur noch bis in eine Tiefe von 12 m ausgedehnt wurden. Diese Maßnahme wird ebenso durch die bereits geschilderten Untersuchungsergebnisse gerechtfertigt wie die Festsetzung der Fangzeit zwischen 10 bis 12.30 Uhr.

Pro Metertiefe wurden 12 Schöpfproben (= 6 Stichproben, 48 l) entnommen. Bei der Darstellung der Fangergebnisse werden die Mittelwerte (*D* %, vgl. Tabelle 12) der Stichproben aus den verschiedenen Tiefen in Prozent der Summe aller dieser Werte angegeben.

Tabelle 12

Tiefe m	Stichprobenserien 1—6 Fangzahlen in %						*D*%	Z
	1.	2.	3.	4.	5.	6.		
0	2,0	0,7	0,9	0,0	0,0	0,0	0,6	—
1	0,0	0,0	0,9	0,0	2,6	0,8	0,7	—
2	8,7	5,6	1,8	5,0	5,8	2,3	4,9	—
3	**40,0**	10,4	1,8	**15,6**	**12,4**	**7,9**	14,7	4
4	**13,4**	**21,0**	9,3	**22,7**	**21,8**	**28,4**	19,5	5
5	**10,0**	**27,8**	**24,3**	**17,8**	**6,2**	**15,0**	16,8	6
6	8,0	**11,0**	**13,0**	6,2	**14,6**	**7,9**	10,1	4
7	1,3	4,1	**17,8**	6,7	8,0	6,3	7,4	1
8	3,3	5,6	11,2	5,0	9,3	11,8	7,7	—
9	4,7	5,6	4,6	8,9	3,5	2,3	4,9	—
10	2,7	1,4	7,5	5,6	3,5	4,7	4,2	—
11	2,0	2,7	2,8	3,9	8,0	5,5	4,1	—
12	3,3	4,1	3,7	2,8	4,0	7,1	4,2	—

Aus einem Beispiel (Tabelle 12, *Eudiaptomus gracilis* ♀, 16. Juni 1958) wird ersichtlich, daß sechs Stichproben zur Bestimmung des Maximums ausreichen. Um dessen Lage und den Grad der Ausprägung deutlicher zu charakterisieren, wurde folgendes Verfahren angewendet: Innerhalb eines jeden einzelnen, prozentualen Verteilungsbildes ist jener Tiefenbereich ermittelt, in welchem auf engstem Raum mindestens 50 % des Gesamtfanges entfallen (in der Tabelle fett gedruckt). In Spalte 5 gibt die Häufigkeit (Z) an, wie oft dieser Bereich der maximalen Planktondichte in der entsprechenden Tiefe vorgefunden wurde. Die Häufigkeiten sind zu Gruppen zusammengefaßt, durch bestimmte Zeichen in der Darstellung der einzelnen Fangergebnisse angegeben und bedeuten:

$Z = 5—6$
$Z = 3—4$ — —
$Z = 1—2$ ---------

A. Untersuchungen im Lunzer Untersee

Es werden drei vertikale Verteilungsbilder zum Vergleich herangezogen:

1. Das vertikale Verteilungsbild vom 16. Juni 1958 (Witterung: wolkenlos, fast windstill);
2. das vertikale Verteilungsbild vom 1. Oktober 1958 (Witterung: wolkenlos, fast windstill);
3. das vertikale Verteilungsbild vom 8. Oktober 1958 (Witterung: stark bewölkt, nebelig, windstill).

1. Die Strahlungsverhältnisse

a) Verlauf der Beleuchtungsstärke vor der Fangzeit (Abb. 26)

Am 16. Juni und 1. Oktober erfolgt eine fortwährende Zunahme der Beleuchtungsstärke bis zum Maximum am Mittag. Die absolute und insbesondere die relative Zunahme der Beleuchtungsstärke sind an beiden Tagen nahezu gleich. Am 8. Oktober verursacht die wechselnde Bewölkungsdichte Schwankungen nach anfänglich kontinuierlicher Zunahme.

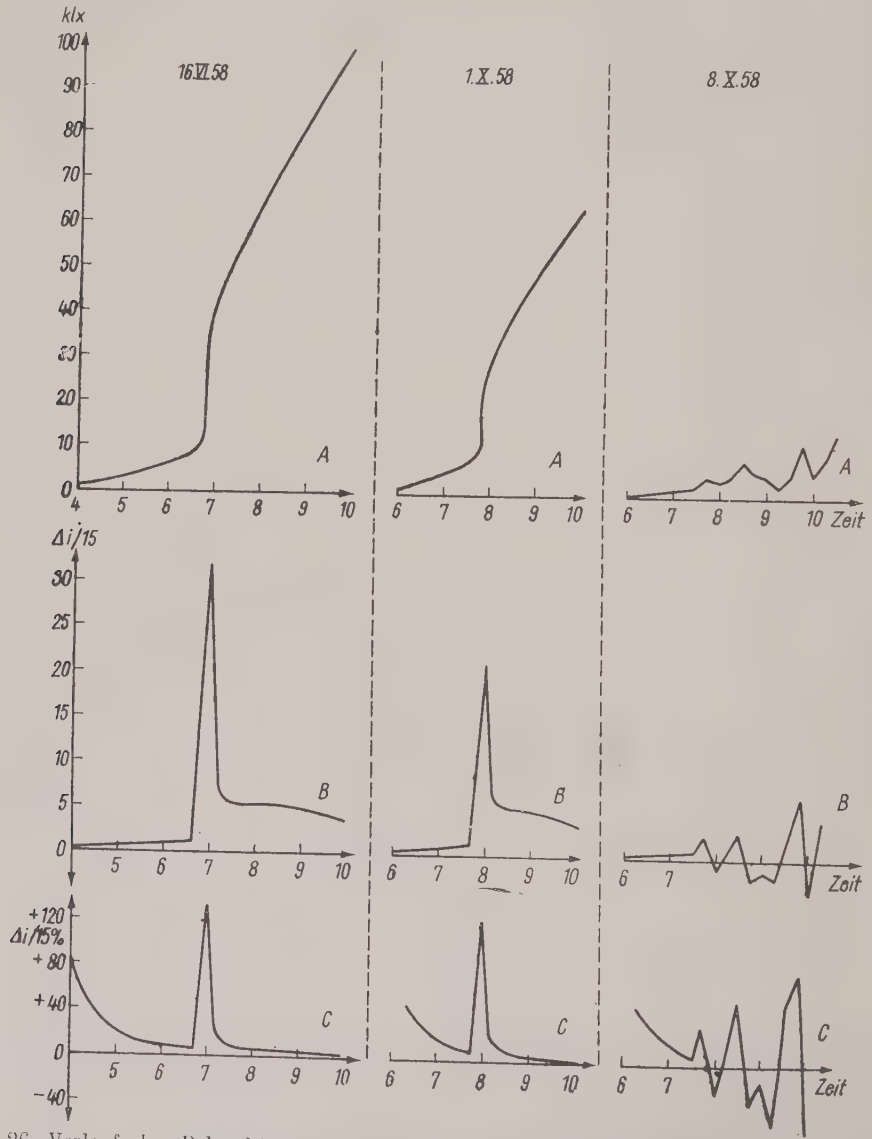


Abb. 26. Verlauf der Beleuchtungsstärke über dem Wasserspiegel am 16. Juni, 1. Oktober, 8. Oktober 1958 vor Beginn der Planktonfänge (A). Absolute Änderung/15 min (B). Relative Änderung/15 min (C).

b) Die absolute, spektrale Energieverteilung (Abb. 27)

Die Unterschiede der drei Untersuchungstage sind erheblich. Sie werden veranschaulicht, wenn man beachtet, daß die am 16. Juni in 9 m Tiefe festgestellte, absolute Strahlungsenergie ungefähr jener entspricht, die am 1. Oktober in 5 m und am 8. Oktober schon in 1 bis 2 m Tiefe angetroffen wird.

In der Darstellung der Fangergebnisse wird an der oberen und unteren Grenze der Maxima, welche durch Z 3 (vgl. Tabelle 12) willkürlich festgelegt ist, am

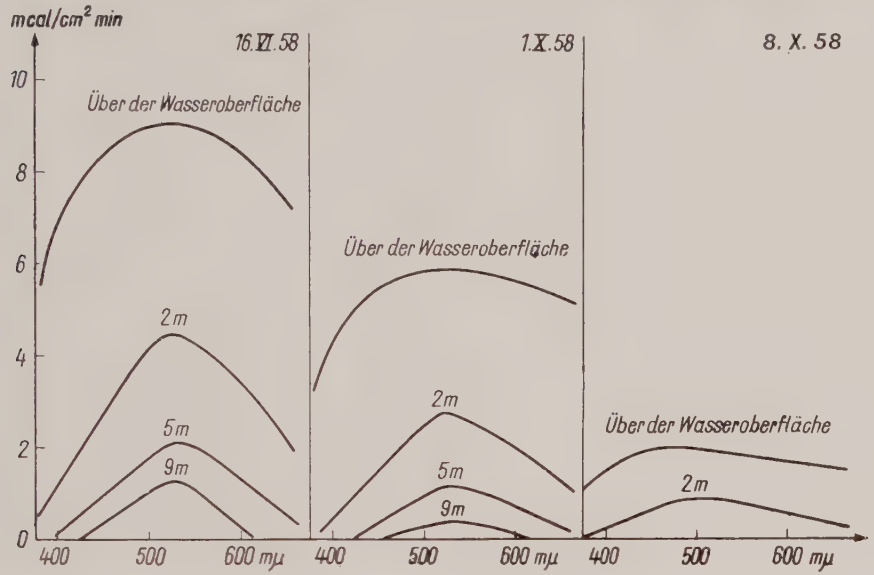


Abb. 27. Absolute, spektrale Energieverteilung über dem Wasserspiegel und in den Tiefen 2 m, 5 m, 9 m am 10. Juni, 1., 8. Oktober 1958.

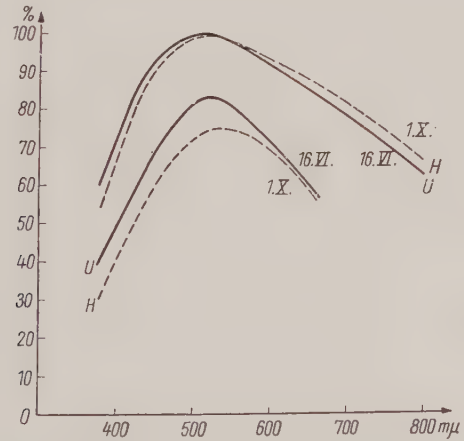


Abb. 28. Relative Spektralverteilung der Sonnen- und Himmelsstrahlung am 16. Juni und 1. Oktober 1958 (H). Relative Transmissionskurve vom Untersee am 16. Juni und 1. Oktober 1958 (U).

16. Juni für zwei Spektralbereiche (435 mμ, 660 mμ) der absolute Betrag in mcal/cm²min für $\Delta\lambda = 0{,}005\,\mu$ angegeben. An den übrigen zum Vergleich herangezogenen Tagen werden immer jene Tiefenbereiche eingetragen, innerhalb welcher die gleichen absoluten Strahlungsverhältnisse anzutreffen sind, die am 16. Juni im Bereich der Maxima festgestellt worden waren.

Das Auseinanderlaufen der ursprünglich (16. Juni) in gleichen Tiefenzonen ermittelten Strahlungsbereiche ist, wie aus Abb. 27 hervorgeht, nur zum kleinen Teil auf den Unterschied der relativen Zusammensetzung der Sonnen- und Himmelsstrahlung zurückzuführen. In erster Linie sind dafür die Änderungen der relativen Transmission im See verantwortlich (vgl. Abb. 28).

2. Temperatur (in °C)

Tabelle 13

Tiefe	Datum		
	16. Juni	1. Okt.	8. Okt.
0	16,6	14,0	14,4
1	16,2	13,2	14,4
2	15,0	13,2	14,2
3	14,0	12,8	13,6
4	13,5	12,8	13,6
5	13,0	12,8	13,2
6	12,6	12,7	12,9
7	12,4	12,6	12,6
8	12,0	12,4	12,3
9	11,8	12,2	12,1
10	11,4	12,0	11,9
11	10,5	11,8	11,6
12	10,3	11,6	11,3

3. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 29 bis 32)

Allgemeine Feststellungen:

a) Um die Mittagszeit der wolkenlosen Tage ist die Vertikalverteilung durch ein relativ ausgeprägtes Maximum charakterisiert. Die Verteilungsform ist asymmetrisch.

b) Die Vertikalverteilung um die Mittagszeit des trüben Tages ist dadurch gekennzeichnet, daß die Maxima der wandernden Arten weniger deutlich ausgeprägt sind. Da gleichzeitig eine Besiedelung der Wasserschichten bis zur Oberfläche erfolgt, erscheint die Vertikalverteilung verhältnismäßig einheitlich.

c) Beim Vergleich der drei Verteilungsbilder ergibt sich, daß die Maxima am wolkenlosen Oktobertag in geringerer Tiefe ausgebildet sind als im Juni. Zumindest ist die Streuung der Tierzahlen gegen die Oberfläche vermehrt. Die Lage entspricht jedoch in grober Annäherung den gleichen Strahlungsverhältnissen[1]).

Am 8. Oktober sind in geringerer Tiefe etwa die gleichen Strahlungsverhältnisse realisiert, ohne daß sich innerhalb dieser Zone, noch in einer anderen, ein ausgeprägtes Maximum ausgebildet hat.

[1]) Die relativ weite Ausdehnung der Maxima gegenüber den geringen Lageunterschieden im Juni und Oktober ermöglicht keine genauere Analyse unter dem Aspekt der Gesamtstrahlung einerseits und der Unterschiede der relativen Zusammensetzung andererseits.

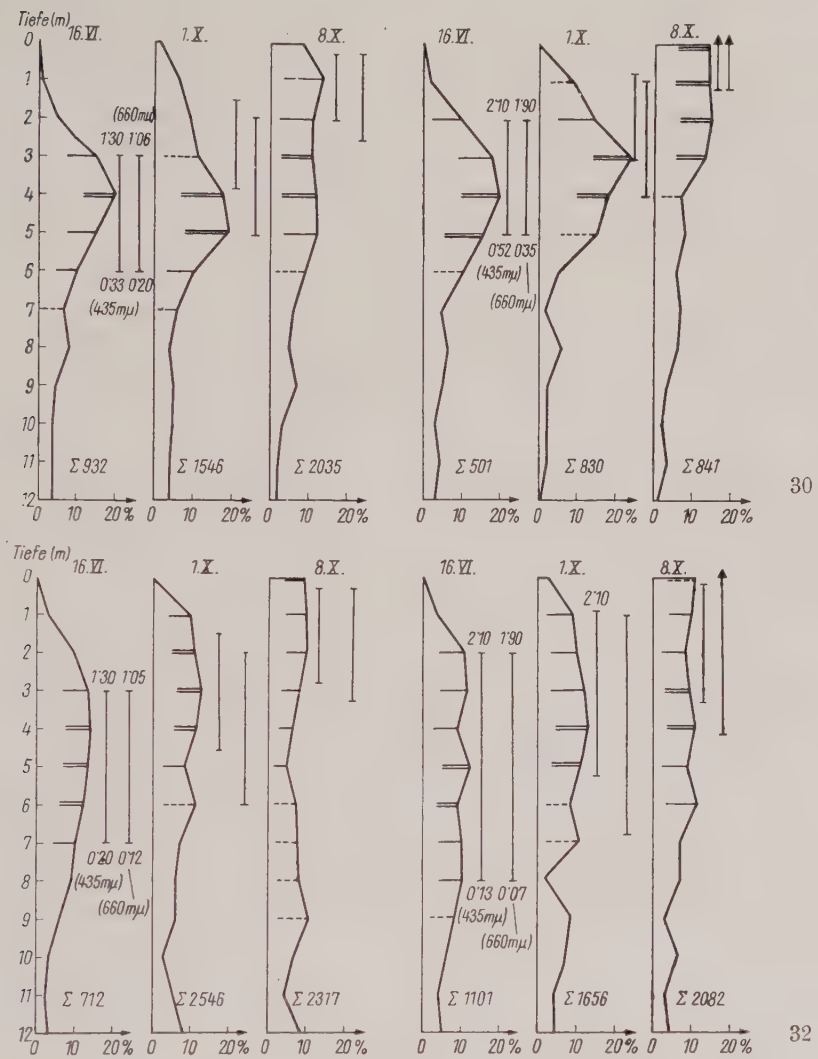


Abb. 29. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.
Abb. 30. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.
Abb. 31. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.
Abb. 32. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

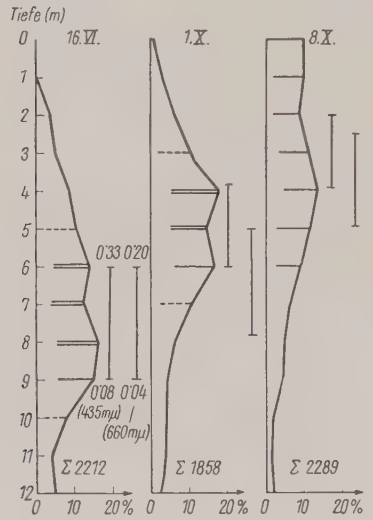
d) Die Temperaturverhältnisse der 3 Tage sind nahezu gleich und können daher bei allen weiteren Betrachtungen unberücksichtigt bleiben (vgl. Tab. 13).

Spezielle Feststellungen:

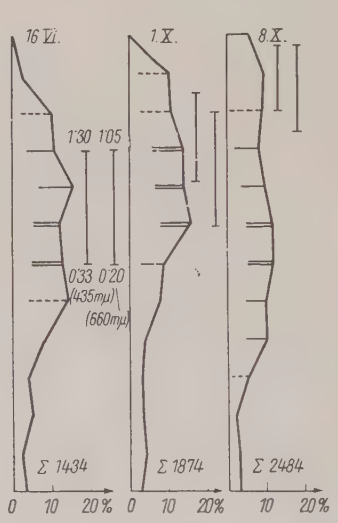
a) Die Maxima der verschiedenen Vertreter aus dem Crustaceenplankton befinden sich am Ende der Abwärtswanderung in verschiedener Tiefe. Es ergibt sich dabei, daß die Maxima in um so größerer Tiefe anzutreffen sind, je früher die Abwärtswanderung der entsprechenden Plankter beginnt. Dieser Zusammenhang ist in Tabelle 14 zusammengefaßt:

Tabelle 14

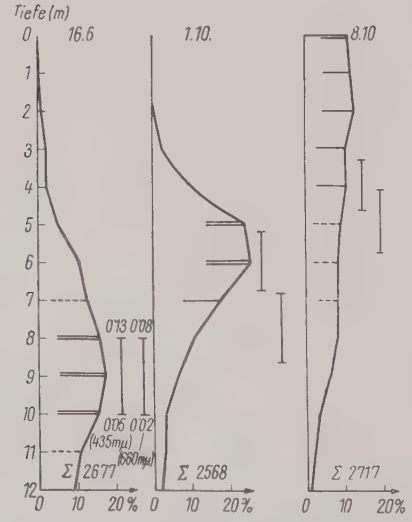
Reihenfolge der Abwärtswanderung	Lage der Maxima am Ende der Abwärtswanderung (Juni)
1. *Bosmina longispina*	8—10 m
2. *Daphnia longispina*	6— 9 m
3. *Cyclops tatricus*	4— 7 m
4. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀ und ♂♂	2 – 6 m
5. Jugendstadien der Copepoden	2— 8 m



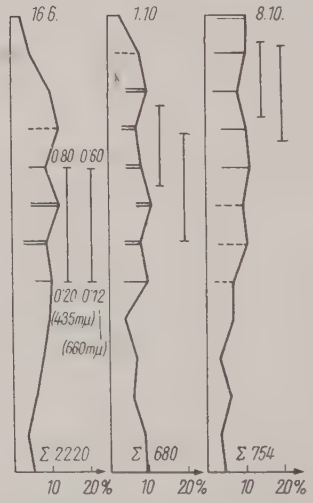
33



34



35



36

Abb. 33. *Daphnia longispina* ♀♀.
Abb. 34. *Daphnia longispina* Juvenes.
Abb. 35. *Bosmina longispina.*
Abb. 36. *Cyclops tatricus* ♀♀.

b) Unabhängig von den Strahlungsverhältnissen ist das Maximum der *Cyclops*-Männchen stets im gleichen Tiefenbereich anzutreffen. Es ist gegenüber jenem der Weibchen verhältnismäßig stärker ausgeprägt (Abb. 37).

B. Untersuchungen im Lunzer Obersee

Der Verlauf der jahreszeitlichen Planktonentwicklung im Obersee führt erst im Spätsommer zu ausreichenden Tierzahlen, so daß ein Vergleich der Vertikalverteilung zu verschiedener Jahreszeit — wie er im Untersee durchführbar war — nicht erfolgen konnte.

Zwei Untersuchungen werden behandelt.

1. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse

am 10. Oktober 1957 (Witterung: wolkenlos, leichter Wind) und am 4. Oktober 1957 (Witterung: stark bewölkt, sehr nebelig, leichter Regen, windstill).

Das Verfahren zur näheren Charakterisierung der Planktonmaxima kann in diesem Falle nicht zur Anwendung gelangen, da nur sechs Schöpfproben (= 3 Stichproben, 24 l) pro Metertiefe entnommen worden waren. Auch die Angaben über die absolute, spektrale Energieverteilung fehlen, doch vermitteln die Luxwerte über der Wasseroberfläche und im Bereich der Maxima die Beleuchtungsunterschiede beider Tage.

1. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 38)

Am 10. Oktober sind die Beleuchtungsverhältnisse durch eine fortlaufende Zunahme der Luxwerte bis zu 73 Klx am Mittag gekennzeichnet. Am 4. Oktober werden maximal 10 Klx erreicht. Die unregelmäßigen Schwankungen kommen durch die wechselnde Bewölkungsdichte zustande.

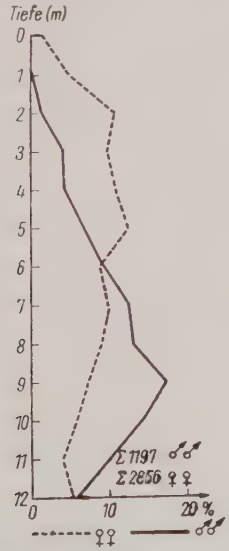


Abb. 37. Vertikalverteilung der Männchen und Weibchen von *Cyclops tatricus* (Zusammenfassung von 8 Stichproben).

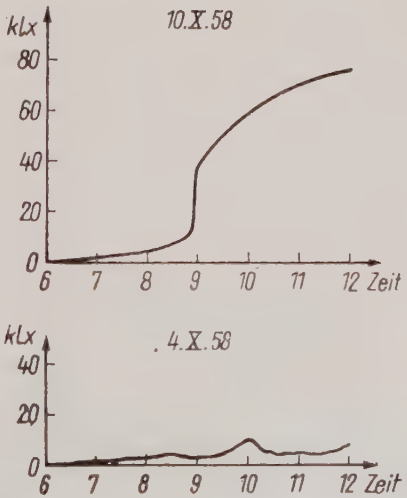


Abb. 38. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 10. und 4. Oktober über der Wasseroberfläche.

2. Temperatur (in °C)

Tabelle 15

Tiefe m	Datum 10. Okt.	4. Okt.
0	8,5	10,5
1	8,2	9,0
2	7,8	8,0
3	7,4	7,5
4	7,2	7,3
5	7,1	7,1
6	7,0	7,0
7	7,0	7,0
8	6,9	6,9
9	6,7	6,8
10	6,5	6,5
11	5,9	5,8
12	5,8	5,8

3. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 39 bis 43)

Allgemeine Feststellungen:

a) Die Maxima der wandernden Plankter sind an wolkenlosen Tagen deutlicher ausgeprägt als an trüben Tagen.

b) Die am wolkenlosen Tage im Bereich der Maxima ermittelten Beleuchtungsverhältnisse sind in grober Annäherung auch am trüben Tage in bestimmten Tiefen realisiert, ohne dort zu bemerkenswerten Planktonansammlungen geführt zu haben.

c) Die Temperaturverhältnisse beider Tage sind nahezu gleich und kommen als Ursache für die festgestellten Verteilungsunterschiede nicht in Betracht.

Spezielle Feststellungen:

a) Die Maxima der einzelnen Vertreter sind an wolkenlosen Tagen in folgenden Tiefen anzutreffen:

Acanthodiaptomus denticornis ♀ und ♂	2—5 m
Daphnia longispina	2—5 m
Bosmina longispina	3—6 m
Cyclops tatricus	7—10 m

b) Im Zusammenhang mit den Untersuchungsergebnissen aus Kapitel IV ergibt sich auch in diesem Falle: *Bosmina* verläßt die Oberflächenschicht am frühen Morgen vor allen übrigen Planktern, wandert in die größte Tiefe und bildet dort ein ausgeprägtes Maximum.

Dieses Verhalten entspricht genau jenem, das auch im Untersee für die gleiche Art festgestellt worden war. Bei den übrigen gemeinsamen Vertretern beider Seen ergeben sich keine gleichen Verhaltensweisen: die Weibchen von *Cyclops tatricus* bilden im Gegensatz zu den Unterseecyclopiden ein ausgeprägtes Tiefenmaximum, dessen Lage stets die gleiche ist. *Daphnia longispina* ist im Herbst fast ausschließlich durch seine Jugendstadien, die Männchen und kleinere Weibchen im Pelagial vertreten. Die großen Ephippialweibchen sind im Litoral zu finden. Dasselbe gilt für die Weibchen von *Acanthodiaptomus denticornis*, welche im Oktober ebenfalls

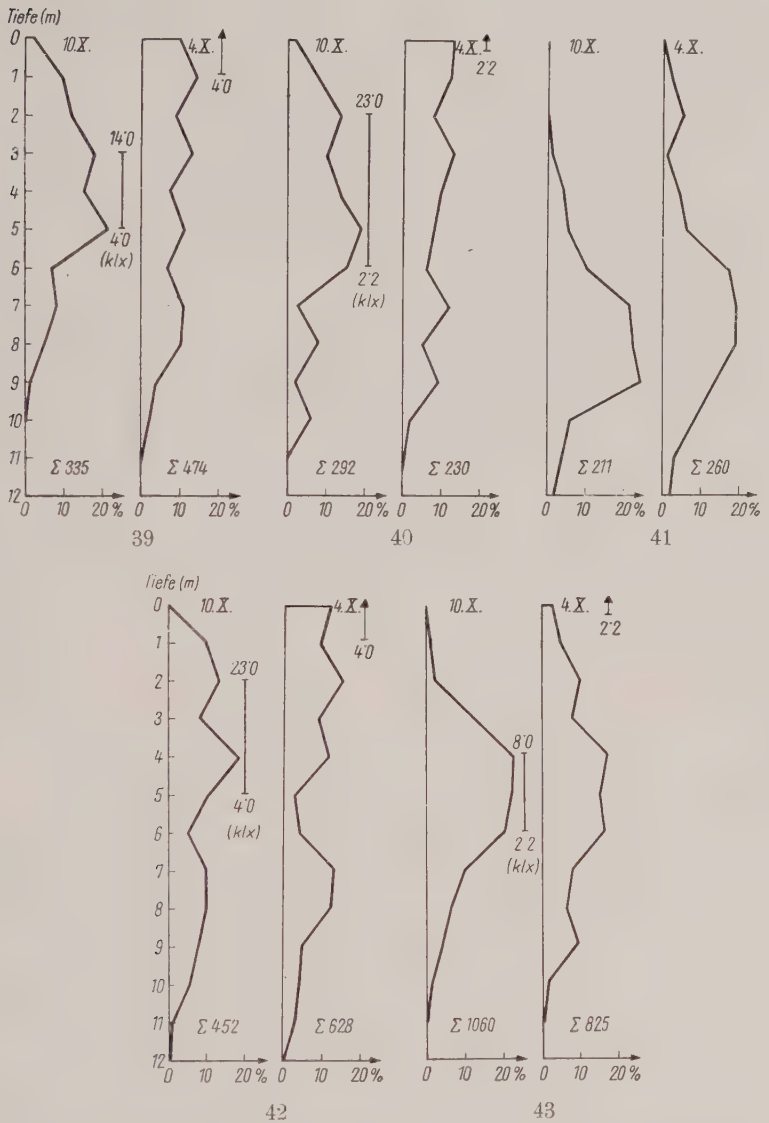


Abb. 39. *Acanthodiaptomus denticornis* ♂♂.
Abb. 40. *Acanthodiaptomus denticornis* ♀♀.
Abb. 41. *Cyclops tatricus* ♀♀.
Abb. 42. *Daphnia longispina*.
Abb. 43. *Bosmina longispina*.

in großer Menge, besonders in der flachen Uferzone, zu erbeuten sind. Diese eigentümlichen, horizontalen Verteilungsunterschiede ergeben sich im Laufe des Herbstes. Da die Litoralzone im Sommer planktonfrei ist, die Besiedelung erst im Herbst erfolgt und offensichtlich an bestimmte Altersstadien bzw. an das Geschlecht gebunden ist, kann in diesem Falle von einer Umstimmung des Verhaltens gesprochen werden (Siebeck 1960).

2. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener O_2-Verhältnisse in der Tiefe des Sees bei fast gleichen Witterungsbedingungen

am 8. September (Witterung: wolkenlos, ab 11 Uhr leicht windig, Fangzeit: 10 bis 12 Uhr) und am 20. September 1957 (Witterung: vereinzelt Wolken am überwiegend wolkenlosen Himmel, Fangzeit: 10 bis 12 Uhr).

Wie die Untersuchungen in Kapitel IV gezeigt hatten, existiert im Lunzer Obersee eine planktonfreie Tiefenzone. Sie kommt zustande durch die intensive Sauerstoffzehrung der aus den umliegenden Mooren eingeschwemmten Humussubstanzen (Müller 1938) und bildet sich in der Regel kurz nach Einstellung der Sommerstagnation aus. Diese planktonfreie Tiefenzone war auch im Sommer 1957 gut ausgebildet. Zwischen den beiden Untersuchungstagen, und zwar am 17./18. September, kam es jedoch zu den ersten Schneefällen, und das folgende Tauwetter führte zu kaltem Schmelzwasserzufluß in den See. Infolge seiner größeren Dichte schichtete sich dieses Wasser in der Tiefe des Sees ein und erhöhte dadurch den O_2-Gehalt erheblich.

1. Strahlungsverhältnisse (Abb. 44)

Der Verlauf der Beleuchtungsstärke ist an beiden Tagen fast gleich. Die kurzfristige Sonnenabschirmung durch kleine vorüberziehende Wolken kann vernachlässigt werden.

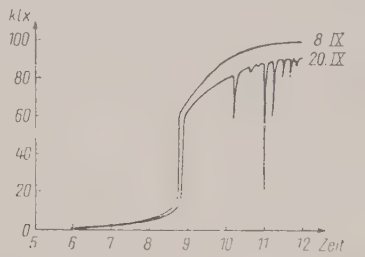


Abb. 44. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 8. und 20. September über der Wasseroberfläche.

2. Sauerstoffverhältnisse

Die Proben für die O_2-Bestimmung (nach Winkler-Alsterberg) wurden aus den Tiefen 1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 12 m entnommen. Der Kurvenverlauf ist in der Darstellung der Fangergebnisse angegeben (vgl. Abb. 45 bis 50).

Die Unterschiede der beiden Tage sind bedeutend. Am 8. September besteht zwischen 5 bis 7 m Tiefe eine Sprungschicht, innerhalb welcher der O_2-Gehalt von 8,6 mg/l auf 1,6 mg/l absinkt. Es folgt eine weitere Sprungschicht, innerhalb deren Verlauf der O_2-Gehalt bis in 9 m Tiefe auf 0,5 mg/l abnimmt. In 10 m Tiefe war kein Sauerstoff mehr nachweisbar. Bedeutend günstiger sind die Verhältnisse am 20. September: Zwischen 5 bis 7 m sind noch 13,8 mg/l bzw. 12,0 mg/l vorhanden. In 12 m Tiefe konnten noch 1,6 mg/l nachgewiesen werden. Dieser Wert war am 8. September bereits in 7 m Tiefe erreicht.

3. Temperatur

Der Temperaturverlauf ist in die Darstellung der Fangergebnisse eingetragen. Die Temperaturen sind in der Tiefe fast gleich. Die Differenz beträgt am 8. September zwischen 3 bis 12 m nur 4° C, am 20. September 2° C.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 45 bis 50)

Die vertikalen Verteilungsbilder von *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina* und *Cyclops tatricus* sind am 8. September verhältnismäßig symmetrisch. Neben der raschen Individuenzunahme mit fortschreitender Tiefe bis zum Maximum nehmen, im Gegensatz zu den üblichen Beobachtungen, die Individuenzahlen unterhalb des Maximums auch schnell wieder ab. Bei *Daphnia* und *Bosmina* fällt der Bereich der starken Individuenabnahme mit dem bedeutenden Rückgang des O_2-Gehaltes zusammen. Verhältnismäßig tief ist die Lage des *Cyclops*-Maximums, das sich in 7 m Tiefe in einem Bereich befindet, der von den Cladoceren weitgehend gemieden wird. Überraschend hoch ist die Zahl der Cyclopiden auch noch in 9 bis 10 m Tiefe. Über den O_2-Bedarf der Cyclopiden liefert das Verteilungsbild keinerlei Information, da das Maximum sich bis weit in die O_2-reiche Wasserschicht erstreckt und keinerlei Anhaltspunkte über die Bewegungen der Einzeltiere gegeben sind. Es ist anzunehmen, daß die Einzeltiere nicht ständig in der O_2-armen Schicht bleiben, sondern sich nur vorübergend dort aufhalten. Ungünstiger werdende Bedingungen könnten — wie man aus Untersuchungen mit Daphnien (z. B. Ubrig 1952) weiß —, bestimmte Orientierungsmechanismen (positive Phototaxis, nega-

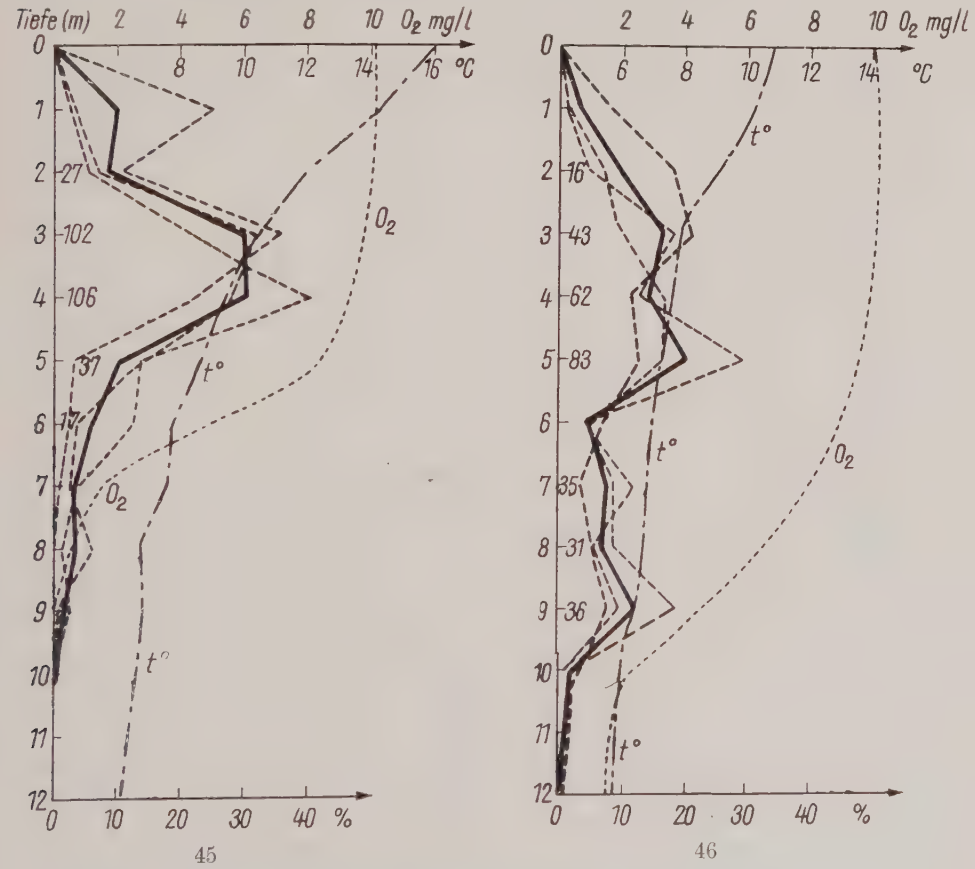


Abb. 45/46. *Daphnia longispina*. Vertikales Verteilungsbild vom 8. und 20. September ---- Einzelserien, ——mittleres Verteilungsbild. Sauerstoffkurve und Temperaturkurve 0 bzw. *t*.

tive Geotaxis) auslösen, welche das Tier wieder in günstigere Bereiche führen. Sicher ist jedoch, daß die Cyclopiden gegenüber dem geringen O_2-Gehalt weniger empfindlich sind als die Cladoceren.

Am 20. September erstreckt sich die Vertikalverteilung in einen erheblich tieferen Bereich. Die Lage der Maxima bleibt jedoch fast gleich. Lediglich die Streuung der Tierzahlen nach der Tiefe hat erheblich zugenommen und damit ist das übliche asymmetrische Verteilungsbild realisiert. Nur das *Cyclops*-Maximum, dessen Lage nicht von den Beleuchtungsverhältnissen abhängt, ist weiter in die Tiefe gerückt. Die Gründe dafür sind unbekannt. Auffallend ist, daß das *Cyclops*-Maximum mit dem Rotatorien-Maximum (*Keratella quadrata* MÜLLER, *Polyarthra dolichoptera* IDELSON und *Triarthra longiseta* EHRENBERG) zusammenfällt. Das scharf ausgeprägte Rotatorien-Maximum (*Keratella quadrata* ist in der Abb. 49/50 berücksichtigt) ist zugleich ein Hinweis dafür, daß das zufließende Schmelzwasser in der Tiefe des Sees keine starke Turbulenz verursacht hat, und damit die größere Streuung der Plankter in die Tiefe nicht etwa auf passiver Verfrachtung beruht. In einem solchen Fall wäre ein so ausgeprägtes Maximum der gegenüber den Crustaceen mit geringerer Eigenbeweglichkeit ausgestatteten Rotatorien nicht denkbar.

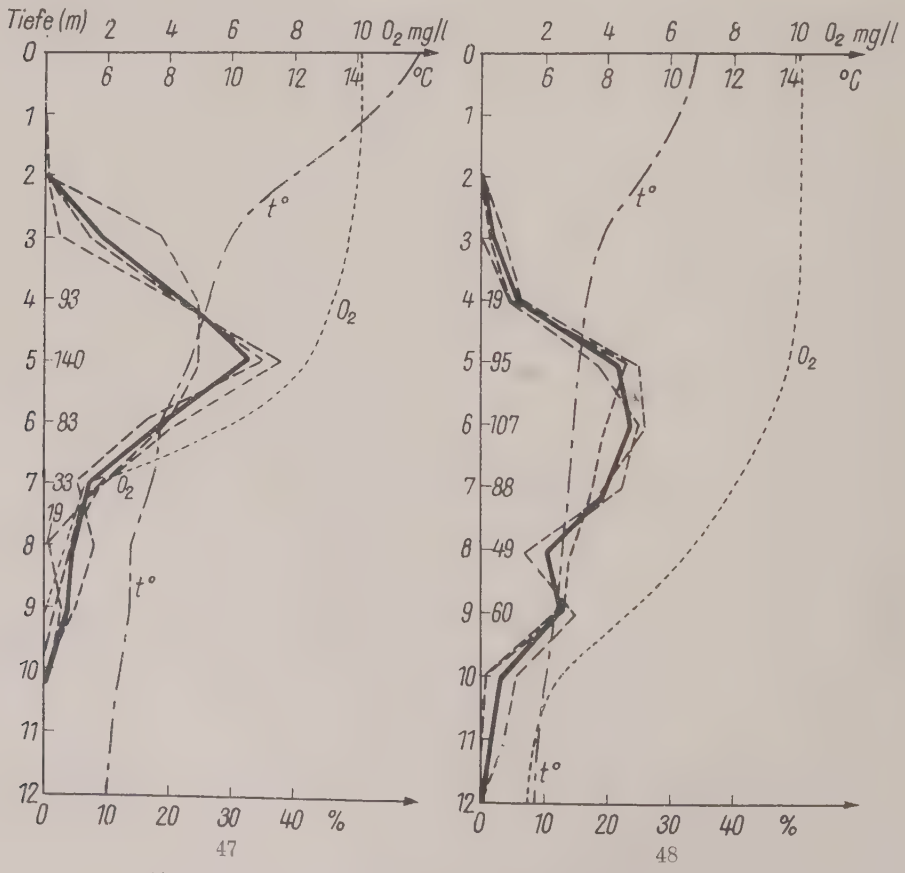


Abb. 47/48. *Bosmina longispina*. Erklärung wie Abb. 45/46.

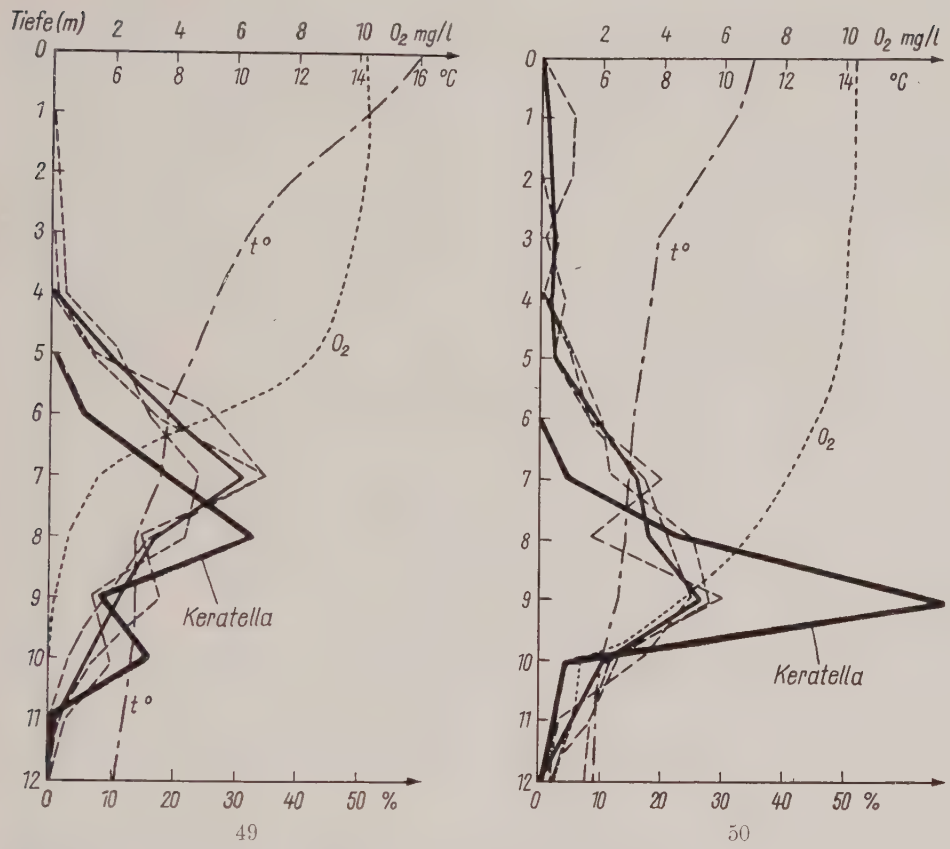


Abb. 49/50. *Cyclops tatricus*. Erklärung wie Abb. 47/48. Außerdem wurde das Verteilungsbild von *Keratella quadrata* eingezeichnet.

C. Diskussion

Die bisher geschilderten Untersuchungen ergaben neben zahlreichen Verhaltensunterschieden einzelner Vertreter aus dem Plankton auch einige allgemein zutreffende Beobachtungen, aus welchen man Anhaltspunkte für eine kausale Betrachtung gewinnen kann. Diese allgemeinen Beobachtungen waren:

1. Die Hauptmasse der Plankter bevölkert zu allen Zeiten eine obere Wasserzone (z. B. im Untersee 0 bis 12 m). Darunter nehmen die Individuenzahlen langsam ab. Eine planktonfreie Tiefenzone wurde nur im Obersee unter dem Einfluß eines besonderen Faktors (O_2-Armut) festgestellt.
2. Innerhalb der erwähnten, oberen Wasserzone kann man wiederum zwei Bereiche trennen, einen oberen (Untersee 0 bis 5 m, Obersee 0 bis 3 m), in welchem die tagesperiodischen Verschiebungen der Vertikalverteilung deutlich zu verfolgen sind, und einen unteren, der ebenso wie die anschließende, weniger bevölkerte Tiefenzone, durch eine relativ konstante Individuenzahl gekennzeichnet ist.
3. Am Ende der Abwärtswanderung bildet sich innerhalb der oberen Zone ein Maximum aus, welches sich in einer für die einzelnen Vertreter verschiedenen

Tiefe einstellt. Je früher eine Planktonart (oder ein bestimmtes Altersstadium) die Oberfläche verläßt, um so tiefer befindet sich später das Maximum. Hinzu kommt, daß die Maxima der früheren Abwärtswanderer deutlicher ausgeprägt sind als jene, der zuletzt die Oberfläche fliehenden Plankter.

4. An wolkenlosen Tagen befindet sich das Maximum am Ende der Abwärtswanderung im Sommer in größerer Tiefe als im Herbst und ist außerdem deutlicher ausgeprägt als an trüben Tagen mit weitgehend gleichmäßiger Bewölkung. Es ergibt sich außerdem, daß an wolkenlosen Tagen zu verschiedener Jahreszeit die Lage der Maxima in grober Annäherung im gleichen Strahlungsbereich anzutreffen ist. Sind an trüben Tagen dieselben Strahlungsverhältnisse in irgendeiner Tiefe realisiert, so findet sich dort jedoch keine besondere Planktonansammlung.

Die unter gleichen Witterungsbedingungen konstante Lage der Maxima ist in der Literatur häufig in der Annahme eines absoluten Optimums der Beleuchtung im Sinne einer physikalischen Konstanten gedeutet worden. Es waren vor allem Michael (1911), Rose (1924/25/26, zitiert nach Cushing 1950) und Russel (1926/27), welche ein absolutes Optimum forderten. Russel deutete das mehrfach erwähnte asymmetrische Verteilungsbild als Folge der logarithmischen Abnahme der Beleuchtungsstärke im Wasser. In absoluten Einheiten gemessen, entspräche danach das Optimum dem Mittelwert der oberen und unteren Grenze des den Planktonorganismen erträglichen Strahlungsbereiches.

Gegen diese Hypothese sprechen folgende Befunde:

1. Die Abwärtswanderung beginnt unter dem Einfluß einer Beleuchtungsstärke, die erheblich geringer ist als jene, die später im Bereich des Maximums anzutreffen ist.
2. Die Lage der Maxima stellt sich bereits vor Sonnenhöchststand ein, d. h. die weitere Zunahme der Beleuchtungsstärke führt zu keiner weiteren Abwärtswanderung.
3. Die Plankter erreichen in den späten Nachmittagsstunden die Oberfläche bei einer Beleuchtungsstärke, die erheblich über jener liegt, unter deren Einfluß am frühen Morgen die Abwärtswanderung begann.
4. An trüben Tagen mit bewölktem Himmel findet sich kein Maximum in jenen Tiefenbereichen, in welchen die Strahlungsverhältnisse realisiert sind, die an wolkenlosen Tagen innerhalb der Ausdehnung der Maxima festzustellen waren.

Der Hypothese eines absoluten Optimums standen bereits früher schon eine Reihe experimenteller Befunde gegenüber (z. B. Ewald 1910, Clarke 1930). Aus den Ergebnissen konnte der Schluß gezogen werden, daß der Begriff der Adaptation ein für das Verständnis der Vertikalwanderung sehr wesentlicher Faktor ist und weiterhin, daß die Plankter in der Lage sind, sich an jede Beleuchtungsstärke zu adaptieren. Clarke (1930) spricht daher von einem relativen Optimum und bezeichnet damit jede Beleuchtungsstärke, an welche das Objekt gerade adaptiert ist.

Nicht alle Experimente stützten diese Hypothese. Viaud (1938) kam auf Grund sehr umfangreicher, experimenteller Untersuchungen wiederum zu der Annahme eines absoluten Optimums, jedoch nicht im Sinne einer physikalischen Konstanten, sondern einer Konstanten in physiologischem Sinne, der Adaptationskapazität (capacité d'adaptation).

Für unsere Betrachtungen ist wesentlich, daß durch beide Hypothesen der Begriff der Adaptation eingeführt wurde. Die Interpretation der Lage der Maxima hat nun notwendigerweise nicht nur unter Berücksichtigung der am Ende der Ab-

wärtswanderung herrschenden Strahlungsverhältnisse zu erfolgen, sondern in besonderem Maße auch deren Vorgeschichte. Damit ergibt sich die Möglichkeit, die Unterschiede der vertikalen Verteilungsbilder des Planktons an den drei Untersuchungstagen zu deuten. Dieser Deutungsversuch erfolgt unter der Voraussetzung, daß eine Vertikalwanderung nur dann erfolgt, wenn die Tiere nicht adaptiert sind, und daß nach erfolgter Adaptation die Wanderung beendet wird (Harris und Wolfe 1955). Nimmt man darüber hinaus eine annähernd gleiche Schwimmgeschwindigkeit während der Wanderung an, so ergibt sich:

1. Die relative Zunahme der Beleuchtungsstärke an den beiden wolkenlosen Tagen im Juni und Oktober erfolgt in nahezu gleicher Weise und muß daher an das Adaptationsvermögen der Plankter ähnliche Anforderungen gestellt haben. Dadurch kam es an beiden Tagen zu einer nahezu gleichgroßen Wanderamplitude, welche durch die Lage der Maxima angezeigt wird.
2. Im Gegensatz zu den wolkenlosen Tagen erfolgt die relative Änderung der Beleuchtungsstärke am trüben Oktobertag nicht fortlaufend in gleicher Richtung. Sie ist vielmehr durch einen mehrfachen Wechsel von Zu- und Abnahme gekennzeichnet, der wiederum einen Wechsel von Abwärts- und Aufwärtswanderung zur Folge haben mußte. Dadurch wird das am Ende der Nacht bestehende, vertikale Verteilungsbild verhältnismäßig wenig verändert.
3. Unter der Voraussetzung, daß an den beiden wolkenlosen Tagen im Sommer und Herbst die Abwärtswanderung bei gleichen Beleuchtungsverhältnissen begann und mit gleicher Geschwindigkeit erfolgte, ergibt sich, daß das Plankton am 16. Juni bei Sonnenaufgang bereits eine größere Tiefe erreicht hatte als am 1. Oktober. Nach Sonnenaufgang ist der weitere Verlauf der relativen Zunahme der Beleuchtungsstärke an beiden Tagen fast gleich, so daß der bereits bei Sonnenaufgang bestehende Tiefenunterschied der Maxima keine wesentliche Änderung mehr erfuhr.

Nach den bisherigen Betrachtungen wird das Maximum von solchen Tieren gebildet, die aus darüberliegenden Schichten hinabgeschwommen sind. Offen bleibt die Frage nach dem Verhalten der Tiere, die sich von Anfang an in der Zone des späteren Maximums befanden oder sich in den darunterliegenden Schichten aufhielten. Bleiben erstere im Bereich der späteren Maxima, bewegen sich letztere nach oben, oder schwimmt die gesamte Planktonbevölkerung unabhängig von der Ausgangsposition der Einzeltiere in die Tiefe, sobald die Abwärtswanderung an der Oberfläche beginnt?

Die vorliegenden Untersuchungen vermögen diese Fragen nicht zu beantworten. Immerhin bleibt die bereits erwähnte (vgl. Kap. IV) verhältnismäßig hohe Individuenzahl in der Tiefe auch am Ende der Aufwärtswanderung bemerkenswert. Besonders deutlich war dieser Befund im Obersee durch das Fehlen einer am Abend gegen die Oberfläche verbreiterten, planktonfreien Tiefenzone.

Diese Feststellung widerspricht der Auffassung von Ullyott (1938), wonach am Abend eine Aufwärtswanderung der gesamten Planktonbevölkerung einsetzt.

Das in diesem Zusammenhang häufig in der Literatur erörterte Webersche Gesetz beschäftigt sich bekanntlich mit der Frage, um wieviel bei einem stationären Reizzustand die Reizstärke zu verändern ist, damit der Organismus auf diese Veränderung reagiert. Da die Planktonorganismen tagsüber einer fortlaufenden Änderung der Reizstärke unterworfen sind (Ausnahme: plötzliche Abschirmung der Sonne durch Wolken oder plötzliche Wolkenauflockerung), kann das Webersche Gesetz nicht als Hilfsmittel herangezogen werden, wenn das Verhalten des Planktons unter dem Einfluß kontinuierlicher Reizänderungen gedeutet werden soll.

VI. SPEZIELLE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERTIKALWANDERUNG

Aus den bisher geschilderten Untersuchungen ging die Bedeutung des Lichtfaktors für das Verhalten der wandernden Plankter klar hervor. Die Unterschiede der vertikalen Verteilungsbilder am Ende der Abwärtswanderung unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse führten zu dem Schluß, daß (gleiches optisches Milieu vorausgesetzt) deren Vorgeschichte von entscheidender Bedeutung für den Verteilungstyp sowie Lage und Ausprägung der Maxima ist.

Die folgenden Untersuchungen hatten das Ziel, Informationen über den Verlauf der Vertikalwanderung unter dem Einfluß verschiedener, zeitlicher Änderungen der Beleuchtungsstärke zu gewinnen.

Wechselnde Bewölkung, Nebelbildungen, der tägliche Gang der Sonne am wolkenlosen Himmel sind Ursache der verschiedenartigen Änderungen der Beleuchtungsstärke. Aus der Fülle der Möglichkeiten ist jedoch nur ein kleiner Teil für gleichzeitige Untersuchungen über die Vertikalwanderung geeignet. Die Forderung nach klar erfaßbaren Beleuchtungsverhältnissen, die sich während oder zwischen den Fangzeiten nicht in unregelmäßigem Wechsel ständig ändern, bestimmt die Auswahl. Diese Bedingung erschwert die Festsetzung und Planung der Untersuchungen außerordentlich, weil sich anfänglich günstige Untersuchungsbedingungen sehr schnell während der Planktonfänge verändern können und selten auch nur kurzfristig vorauszusehen sind.

Aus der Reihe zahlreicher Untersuchungen, die zum großen Teil frühzeitig abgebrochen werden mußten (ständiger Wechsel der Beleuchtung durch Wolkenauflockerung am vorher fast gleichmäßig bedeckten Himmel oder Wolkenbildung am vorher wolkenlosen Himmel usw.), konnten insgesamt sechs bis zu einem sinnvollen Ende durchgeführt und ausgewertet werden.

Um die notwendige Stichprobenzahl aus jeder Tiefe zu erreichen, mußten die Planktonfänge aus zeitlichen Gründen auf die obere 3-m- oder 4-m-Zone beschränkt bleiben.

A. Untersuchungen über die End- bzw. Anfangsphase der Vertikalwanderung vor und nach Sonnenhöchststand bei wolkenlosem Himmel

Voruntersuchungen (vgl. auch Kap. IV) führten zu der Feststellung, daß die Abwärtswanderung an wolkenlosen Tagen spätestens 2 Stunden vor Sonnenhöchststand beendet ist (vgl. auch Worthington 1931, Elster 1936). Die Aufwärtswanderung konnte während der Voruntersuchungen spätestens 3 Stunden nach Sonnenhöchststand nachgewiesen werden.

1. Methodische Vorbemerkungen

Um Zufallsergebnisse auszuschalten, wurden die günstigen Witterungsbedingungen voll ausgenutzt und die Untersuchungen an fünf wolkenlosen Tagen wiederholt (29. August, 1., 3., 6., 7. September 1958). Die Fangzeiten waren: 7.30 bis 8.15, 8.30 bis 9.15, 11.45 bis 12.30, 14.15 bis 15.00, 15.00 bis 15.30 Uhr.

Insgesamt wurden aus jeder Tiefe 20 Stichproben (pro Tag 4) entnommen (= 40 Schöpfproben, 160 l). Eine Ausnahme gilt für die Fänge um 15.30 Uhr insofern, als die Zahl der Stichproben auf 10 beschränkt wurde.

2. Temperatur (in °C)

Tabelle 16

Tiefe	Datum				
	29. Aug.	1. Sept.	3. Sept.	6. Sept.	7. Sept.
0 m	19,2	20,3	21,0	20,5	20,8
1 m	19,2	19,4	19,6	19,4	19,5
2 m	19,2	19,3	19,3	19,3	19,4
3 m	18,6	18,7	18,8	18,7	18,9
4 m	18,3	18,4	18,5	18,5	18,3

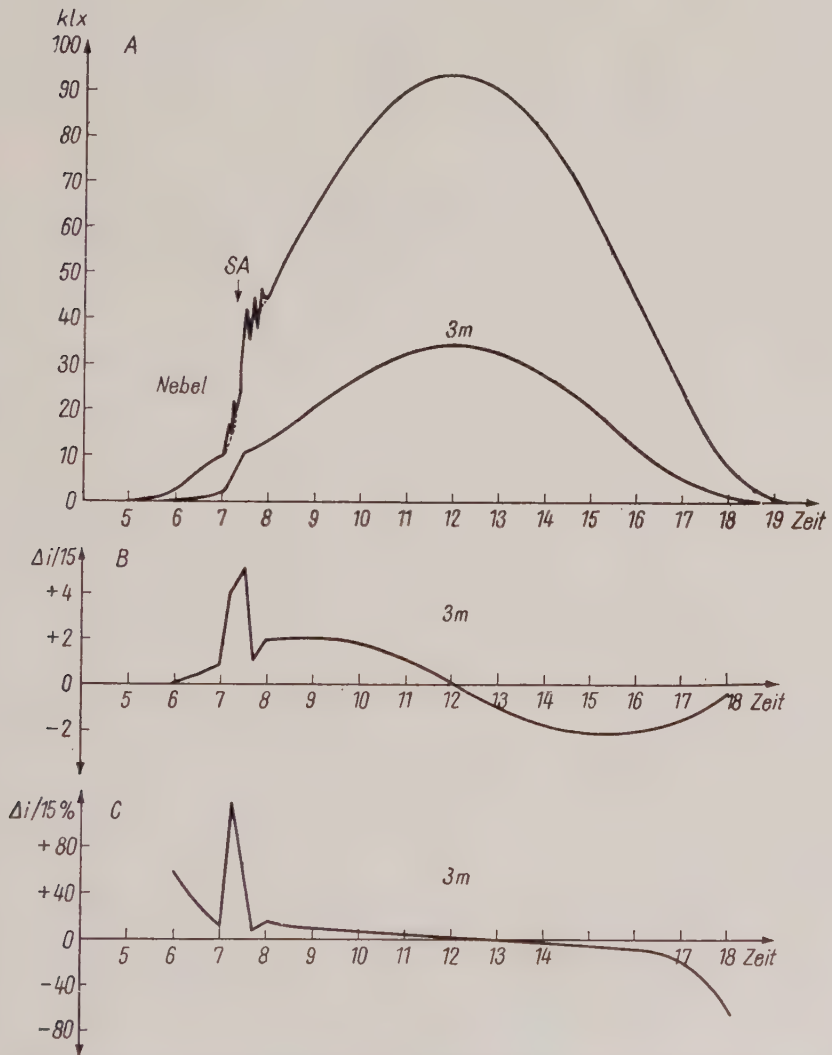


Abb. 51. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 6. September über der Wasseroberfläche und in 3 m Tiefe (A). Absolute Änderung der Beleuchtungsstärke in 3 m Tiefe (B). Relative Änderung der Beleuchtungsstärke in 3 m Tiefe (C).

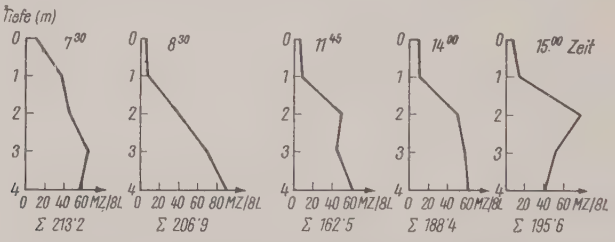
3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 51)

Für die fünf Untersuchungstage sind als Beispiel die Beleuchtungsverhältnisse vom 6. September 1958 dargestellt. Die Unterschiede gegenüber den anderen wolkenlosen Tagen sind allein durch den Sonnenstand bedingt und daher so gering, daß sie zu vernachlässigen sind.

Die in den frühen Morgenstunden über dem See liegende, dichte Nebeldecke verzögert zunächst die Zunahme der Beleuchtungsstärke. Nach 7 Uhr geraten die Nebelmassen in Bewegung, deren Auflockerung und erneute Zusammenballung zu starken, kurzfristigen Beleuchtungsunterschieden führt, die über dem Fangareal in anderer Weise verlaufen als über der Registrieranlage. Diese Schwankungen mußten daher mit einem Photoelement im Boot in behelfsmäßiger Weise ermittelt werden. Durch die punktiert in die Darstellung eingezeichnete Linie wird in grober Annäherung der mittlere Verlauf der Beleuchtungsstärke während dieses Zeitabschnittes angegeben, der auch den Berechnungen für die 3-m-Tiefe zugrunde liegt.

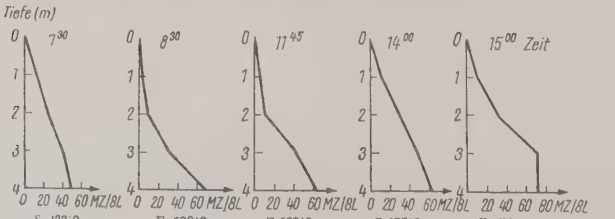
4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 52 bis 57)

Aus einer ersten Betrachtung der Vertikalverteilungen ergibt sich eine verhältnismäßig große Einheitlichkeit sowohl hinsichtlich der Gesamtfangzahl als auch des Verteilungsbildes zu den Zeiten: 8.30/9.15 Uhr, 11.45/12.30 Uhr und 14.15/



Ursache	Quadratsumme	Freiheitsgr.	Mittl. Quadratsumme	F-Werte	P%-Werte
(T_1) Tiefe 1–4 m	1 9 6 3 8 8 7 5	3	6 5 4 6 2 9 1	42·4	< 0·1
(Z_1) Zeit $7^{30}/8^{15}$–$8^{30}/9^{15}$	3 1 6 4 8 4 1	1	3 1 6 4 8 4 1	20·51	< 0·1
(WW_1) WW Tiefe × Zeit	1 0 6 3 0 9 6 3	3	3 5 4 3 6 5 4	23·0	< 0·1
Rest	2 3 4 5 1 4 9 6	152	1 5 4 2 8 6		
(T_2) Tiefe 1–4 m	4 7 0 0 6 0 4 0	3	1 5 6 6 8 6 8 0	88·2	< 0·1
(Z_2) Zeit $8^{30}/9^{15}$–$11^{45}/12^{30}$	5 8 5 6 4	1	5 8 5 6 4	0·33	> 25
(WW_2) WW Tiefe × Zeit	6 7 9 3 1 6	3	2 2 6 4 3 8	1·27	> 25
Rest	2 6 9 8 8 2 2 4	152	1 7 7 5 5 4		
(T_3) Tiefe 1–4 m	3 6 3 2 4 0 5 6	3	1 2 1 0 8 0 1 8	61·6	< 0·1
(Z_3) Zeit $11^{45}/12^{30}$–$14^{30}/15^{00}$	7 7 7 9 2 4	1	7 7 7 9 2 4	3·96	< 1
(WW_3) WW Tiefe × Zeit	6 6 9 9 6	3	2 2 3 3 2	0·11	> 25
Rest	2 9 8 7 5 8 0 9	152	1 9 6 5 5 7		

52



P% Werte

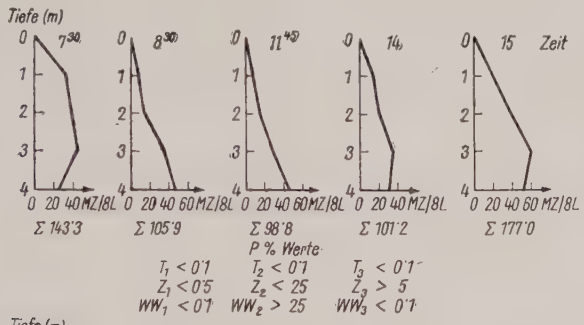
T_1 < 0·1 Z_1 < 0·1 WW_1 < 0·5

T_2 < 0·1 Z_2 < 10 WW_2 > 25

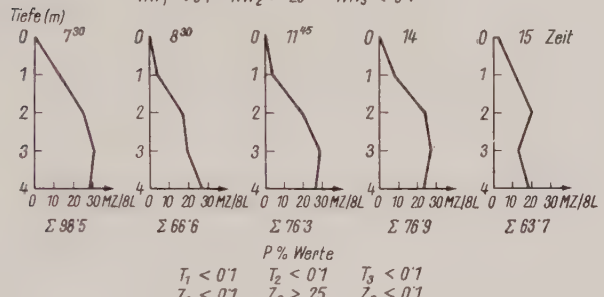
T_3 < 0·1 Z_3 < 0·5 WW_3 < 10

53

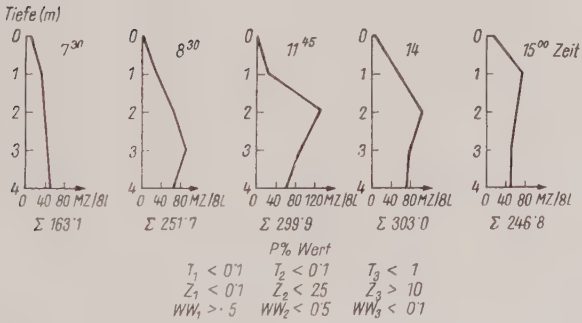
Abb. 52. *Daphnia longispina.* Abb. 53. *Bosmina longispina.*



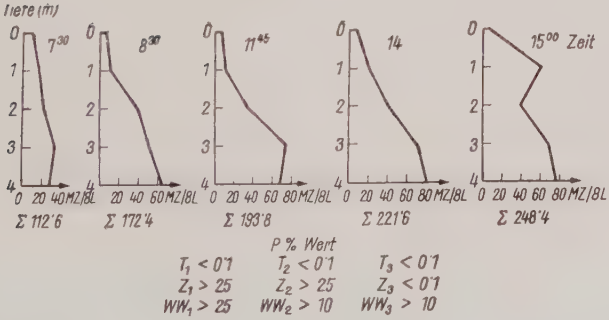
54



55



56



57

Abb. 54. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀. Abb. 56. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.
Abb. 55. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂. Abb. 57. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

14.45 Uhr. Gegenüber diesen drei Verteilungsbildern unterschieden sich die beiden anderen, 7.30/8.15 Uhr und 15.00/15.30 Uhr, durch höhere Individuenzahlen in den oberen Schichten in auffallender Weise. Es ergibt sich somit, daß zwischen den Fangzeiten 7.30/8.15 Uhr und 8.30/9.15 Uhr eine Abwärtswanderung, zwischen 14.15/14.45 Uhr und 15.00/15.30 Uhr eine Aufwärtswanderung stattgefunden haben muß. Damit sind die Möglichkeiten einer Information aus den Verteilungsbildern erschöpft. Erst eine statistische Prüfung kann entscheiden, mit welchen der weiterhin feststellbaren, kleineren Unterschieden zwischen den einzelnen Verteilungsbildern überhaupt gerechnet werden kann.

Die Ergebnisse zweier zeitlich aufeinanderfolgender Vertikalfänge (7.30/8.15 und 8.30/9.15 Uhr, 8.30/9.15 und 11.45/12.30 Uhr, 11.45/12.30 und 14.15/14.45 Uhr) werden unter Berücksichtigung der Fangzahlen aus den Tiefen 1 bis 4 m mit Hilfe der Varianzanalyse getestet[1]).

Eine ausführliche Interpretation des Analysenschemas sei am Beispiel der Fangergebnisse von *Daphnia longispina* (Abb. 52) durchgeführt.

Unter der Voraussetzung, daß ein Unterschied für $P \leq 1\%$ als statistisch gesichert, für $P > 5\%$ nicht gesichert ist, ergibt sich folgendes:

1. VA (Prüfung der Fangergebnisse zwischen den Zeiten 7.30/8.15 Uhr und 8.30/9.15 Uhr).
   a) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen (T_1) je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.
   b) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den beiden Fangzeiten (Z_1) sind je Tiefe durchschnittlich signifikant.
   c) Zwischen den Tiefen und Zeiten besteht eine signifikante Wechselwirkung (WW_1).
2. VA (Prüfung der Fangergebnisse zwischen den Zeiten 8.30/9.15 Uhr und 11.45/12.30 Uhr).
   a) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen (T_2) je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.
   b) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den beiden Fangzeiten (Z_2) sind nicht gesichert.
   c) Keine Wechselwirkung (WW_2).
3. VA (Prüfung der Fangergebnisse zwischen den Zeiten 11.45/12.30 Uhr und 14.15/15.00 Uhr).
   a) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen (T_3) je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.
   b) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den Zeiten (Z_3) sind je Tiefe durchschnittlich signifikant.
   c) Keine gesicherte Wechselwirkung (WW_3).

Betrachtet man in dieser Weise die Ergebnisse aller Varianzanalysen, so ergibt sich zusammenfassend:

1. Die Unterschiede zwischen den Zeiten 7.30/8.15 Uhr und 8.30/9.15 Uhr sind — mit einer Ausnahme (Copepodite von *Eudiaptomus*) — je Tiefe durchschnittlich signifikant.
2. In keinem einzigen Fall sind die Unterschiede zwischen den Zeiten 8.30/9.15 Uhr und 11.45/12.30 Uhr gesichert.
3. Die Unterschiede zwischen den Zeiten 11.45/12.30 Uhr und 14.15/15.00 Uhr sind — mit zwei Ausnahmen (Weibchen und Juvenes von *Eudiaptomus*) — je Tiefe durchschnittlich signifikant.
4. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Tiefen je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.

[1]) Da die Fangserie 15.00/15.30 Uhr sich nur aus 10 Stichproben zusammensetzt, werden diese Ergebnisse nicht in die Varianzanalyse einbezogen. Auch die Fangzahlen der Oberflächenfänge liefern keine Informationen und bleiben daher ebenfalls bei der statistischen Analyse unberücksichtigt.

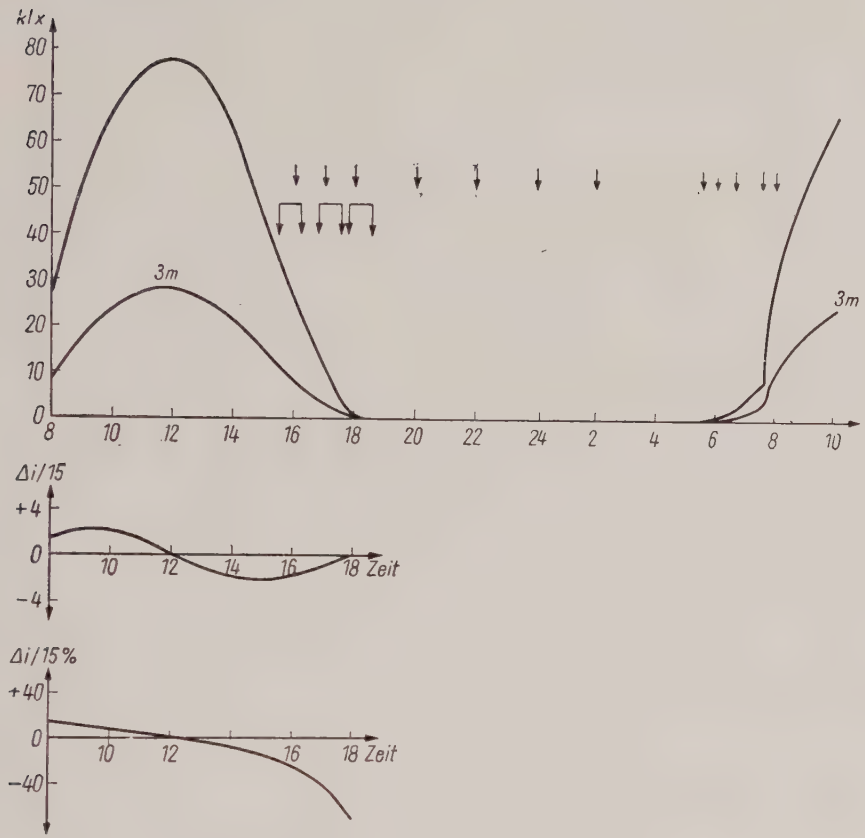


Abb. 58. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 29. September über der Wasseroberfläche und in 3 m Tiefe. Für die 3 m Tiefe wird die absolute Änderung der Beleuchtungs stärke pro 15 min und die relative Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min angegeben. Die verbundenen Pfeile bezeichnen Fangabschnitte am 29. September. Die unverbundenen Pfeile geben die Fangzeiten für die Oberflächenfänge vom 30. September an (vgl. S. 443).

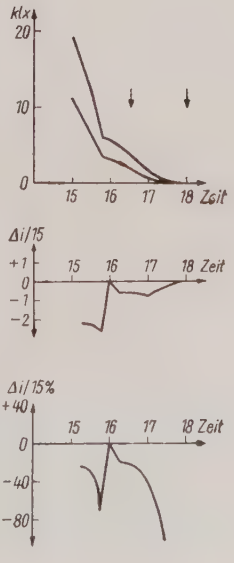


Abb. 59. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 5. Oktober über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe. Für die 1 m Tiefe sind die absolute und die relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min angegeben. Die Pfeile geben die Fangzeiten der Oberflächenfänge an (vgl. S. 443).

Zur Information über die Wechselwirkung ist zu bemerken, daß eine Änderung der Vertikalverteilung aufeinanderfolgender Zeiten grundsätzlich auf zweierlei Weise zustande kommen kann:

a) durch wesentliche Unterschiede in jeder Tiefe,

b) durch wesentliche Unterschiede in nur einigen Tiefen.

Der letzte Fall ist im allgemeinen realisiert und auch zu erwarten, besonders wenn die Fangzeiten relativ nahe beieinanderliegen. So werden beispielsweise bei einer Aufwärtswanderung am frühen Nachmittag wesentliche Unterschiede der Fangzahlen vor allem in den oberflächlicheren, vorher planktonarmen Wasserschichten zustande kommen. Eine mittlere Zone wird — zumindest eine gewisse Zeit — eine relativ konstante Individuenzahl ergeben, weil die aus dieser Tiefe nach oben wandernden Plankter von solchen ersetzt werden, die aus tieferen Schichten nachfolgen.

Aus den Analysen ergibt sich ferner, daß die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen je Zeitpunkt durchschnittlich signifikant sind. Dieser Befund kennzeichnet die bereits in Kapitel IV geschilderte, typische Vertikalverteilung des Planktons besonders am Ende der Abwärtswanderung an wolkenlosen Tagen. Es war in diesem Zusammenhang auf die rasche Zunahme der Individuenzahlen mit zunehmender Tiefe in Richtung zum Maximum hingewiesen worden (vgl. S. 404, c), durch welche die durchschnittlich signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Tiefen zustande kommen.

Beide Informationen (Wechselwirkung: Tiefe × Zeit und Unterschiede zwischen den Tiefen je Zeitpunkt) sind im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Vertikalwanderung ohne weitere biologische Bedeutung und werden daher künftig nicht mehr berücksichtigt.

Damit beschränken sich die wesentlichen Aussagen auf die Unterschiede zwischen den Zeiten, und auf Grund der besprochenen Analysen ist es nun auch gerechtfertigt, die verhältnismäßig geringen Unterschiede zwischen den Verteilungsbildern von 11.45/12.15 Uhr und 14.15/14.55 Uhr als Aufwärtswanderung zu interpretieren.

Unter Berücksichtigung der Beleuchtungsverhältnisse ergibt sich nunmehr folgendes:

1. Zwischen 8.45/9.15 Uhr und 11.45/12.15 Uhr ist weder eine weitere Abwärts- noch eine Aufwärtswanderung nachzuweisen. Die relative Zunahme der Beleuchtungsstärke beträgt gegen 9 Uhr etwa 10% und sinkt kontinuierlich ab. Die Beleuchtungsstärke innerhalb der 2- bis 3-m-Zone beträgt um 9 Uhr 20 bis 30 Klx und steigt dort bis zum Sonnenhöchststand auf 35 bis 45 Klx an.

2. Zwischen 7.30/8.15 Uhr und 8.45/9.15 Uhr muß nach Vorausgehendem die Abwärtswanderung zum Stillstand gekommen sein. Da um 7.30/8.15 Uhr noch zahlreiche Plankter in den oberflächlicheren Schichten anzutreffen waren, dürfte das Ende der Abwärtswanderung nach Sonnenaufgang zwischen 8 bis 9 Uhr bei einer relativen Zunahme der Beleuchtungsstärke von etwa 10% zustande kommen.

3. Zwischen 11.45/12.15 Uhr und 14.15/15.00 Uhr hat bereits eine Aufwärtswanderung stattgefunden. Wie sich aus dem Verteilungsbild ergibt, sind die Unterschiede verhältnismäßig gering. Da über die Schwimmgeschwindigkeit der Plankter nichts ausgesagt werden kann, muß es offenbleiben, ob bereits kurz nach 12 Uhr eine langsame Aufwärtswanderung zu den Verteilungsunter-

schieden führte. Immerhin kann mit Sicherheit gesagt werden, daß die Aufwärtswanderung bereits bei einer relativen Abnahme der Beleuchtungsstärke von $< 10\,\%$ beginnt.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Untersuchungen mußten die folgenden jeweils innerhalb eines Tages abgeschlossen werden, da mit einer Wiederholung bestimmter Beleuchtungsverhältnisse (Ausnahme wolkenlose Tage) nie gerechnet werden konnte.

Damit wird die Zahl der möglichen Stichprobenwiederholungen erheblich reduziert, so daß die Wahrscheinlichkeit für Zufallsergebnisse wächst. Aus diesem Grunde werden die Untersuchungen auf extrem verschiedene Beleuchtungsverhältnisse beschränkt, um trotz dieser Mängel wesentliche Unterschiede im Verhalten der Plankter erfassen zu können.

Bei der statistischen Analyse werden im folgenden die Fangergebnisse aus allen Zeiten zusammengefaßt (vgl. Abb. 60) und zunächst einmal allgemein auf signifikante Unterschiede zwischen den Zeiten (z) geprüft. Sind zwischen den Zeiten gesicherte Unterschiede festgestellt worden, so erfolgt in bestimmten Fällen eine Prüfung, zwischen welchen Zeiten diese Unterschiede realisiert sind. Der hierfür verwendete Test beruht auf der Bestimmung der Mindestdifferenz zwischen den Summen der Fangzahlen zu den einzelnen Zeiten. Normalerweise verwendet man zur Berechnung der Mindestdifferenz STUDENTS t. Beim simultanen Vergleich mehrerer Summen nimmt man jedoch vorsichtigerweise statt $t_{1/2}$ die sogenannte studentisierte Varianzbreite (IHM, schriftliche Mitteilung)

$$D_{1\%} = W_{1\%};\, \nu \cdot \sqrt{\frac{s^2\,(\text{Rest})}{q}} \qquad \text{(vgl. Anhang S. 451)}$$

B. Untersuchungen bei kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke an einem wolkenlosen Tag

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 29. September 1958 (Witterung: windstill) innerhalb dreier Zeitabschnitte: 15.30/16.15 Uhr, 16.45/17.30 Uhr und 17.45/18.30 Uhr in den Tiefen 0 bis 3 m durchgeführt. Aus jeder Tiefe wurden vier Stichproben (32 l) entnommen. Alle Tiefen sind in die Varianzanalyse einbezogen.

2. Temperatur

Tabelle 17

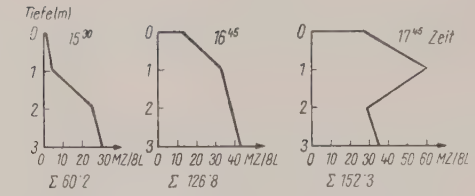
Tiefe/m	0	1	2	3
°C	13,8	13,1	13,0	12,7

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 58)

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 60 bis 65)

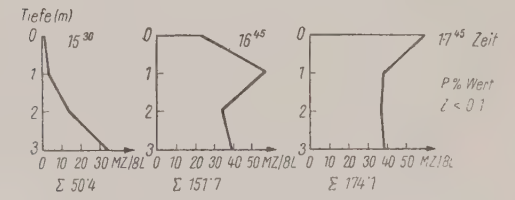
Vergleicht man die Unterschiede der Vertikalverteilungen zwischen den einzelnen Zeiten sowohl hinsichtlich der Gesamtfangzahl als auch des Verteilungsbildes, so ergeben sich bedeutende Unterschiede, die in allen Fällen statistisch gesichert sind ($P < 0{,}1\,\%$) und durch die schnelle Aufwärtswanderung des Planktons zustande gekommen sind.

60

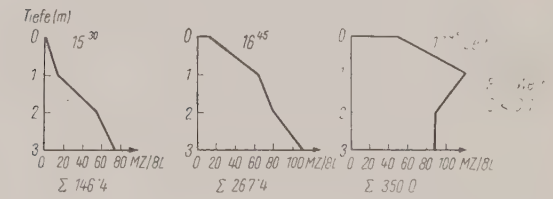


Ursache	Quadratsumme	Freiheitsgr.	Mittl. Quadratsumme	F-Wert	P%-Wert
(Z) Zeit 15^{30}-17^{45}	1 7 5 8 8 2 2	2	8 7 9 4 1 1	44·5	< 0·1
Rest	7 1 0 3 8 8	3 6	1 9 7 3 3		

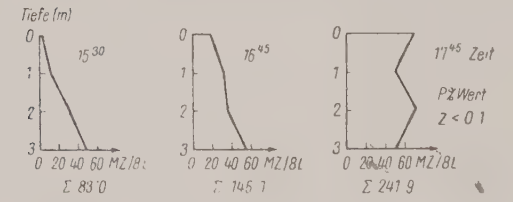
61



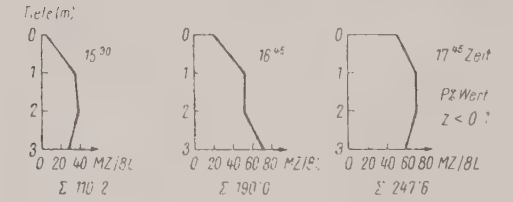
62



63



64



65

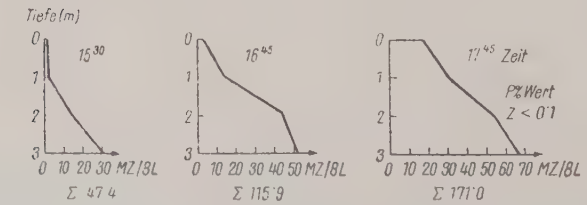


Abb. 60. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.
Abb. 61. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.
Abb. 62. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.
Abb. 63. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.
Abb. 64. *Daphnia longispina*
Abb. 65. *Bosmina longispina*

C. Untersuchungen bei plötzlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 17. Juni 1958 (Witterung: geringe Luftbewegung) um 12.30 Uhr kurz vor Beginn und um 14 Uhr nach etwa einstündiger Verdunkelung der Sonne durch eine dichte Wolkenwand in den Tiefen 0 bis 4 m durchgeführt. Aus jeder Tiefe wurden vier Stichproben entnommen.

2. Temperatur

Tabelle 18

Tiefe/m	0	1	2	3
°C	17,4	16,4	15,0	14,1

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 66)

Am 17. Juni kam es um die Mittagszeit des vorher wolkenlosen Tages von Süden her zu einer raschen Gewitterwolkenbildung, durch welche die Sonne ab 13 Uhr verdeckt wurde. Dadurch sank die Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche fast augenblicklich von 150 Klx auf 35 Klx. Bis 14.15 Uhr blieb die Sonne, von kurzfristigen Unterbrechungen abgesehen, verdeckt. Bei den Angaben über den Verlauf der Beleuchtungsstärke in 1 m und 2 m Tiefe wurden sie daher nicht berücksichtigt.

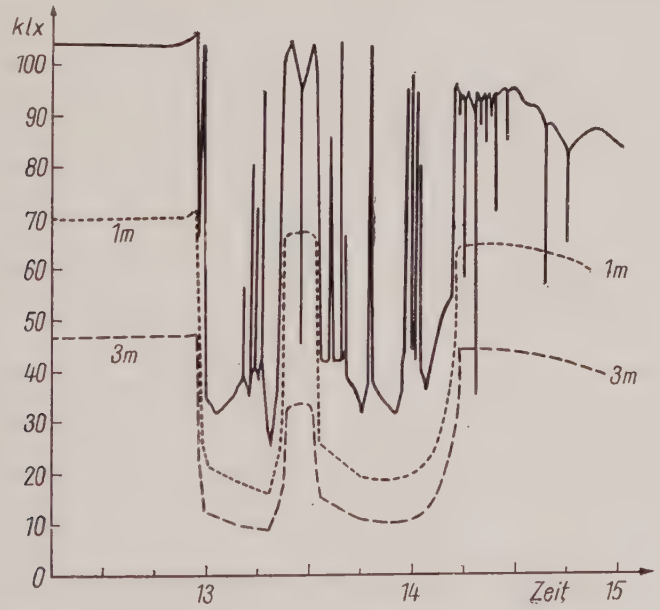


Abb. 66. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 17. Juni 1958 über der Wasseroberfläche, in 1 m und 3 m Tiefe.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 67 bis 73)

Die Unterschiede der Verteilungsbilder sind in allen Fällen im Sinne einer Aufwärtswanderung zu deuten. Die VA führt — neben zwei Ausnahmen: *Eudiaptomus Copepodite* und *Bosmina* — in der Mehrzahl zu gesicherten Unterschieden. Auf-

fallend ist die starke Ansammlung der Weibchen von *Cyclops tatricus* unmittelbar unter der Wasseroberfläche. Diese Erscheinung hielt ich zunächst für ein Zufallsergebnis, erklärbar durch eine besonders ausgeprägte Schwarm- oder Wolkenbildung (vgl. SCHRÖDER 1959, S. 4). Durch eine unmittelbare Beobachtung mit Hilfe der bis in 50 cm Tiefe eingetauchten, weißen Secchischeibe, auf welcher sich jedes Einzeltier deutlich abhob, konnte ich mich überzeugen, daß die starke Ansammlung sich auch auf Gebiete außerhalb des Areals erstreckte. In diesem Zusammenhang ist zu berücksichtigen, daß die *Cyclops*-Weibchen im Juni zahlenmäßig alle übrigen Plankter übertrafen, um 12.30 Uhr bereits in verhältnismäßig geringer Tiefe anzutreffen waren und schließlich, daß sie zu den schnellsten Schwimmern des betrachteten Crustaceenplanktons gehören.

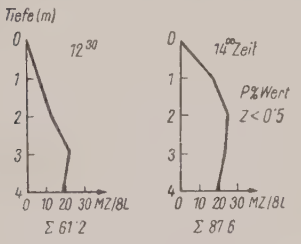


Abb. 67. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.

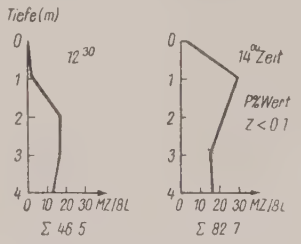


Abb. 68. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

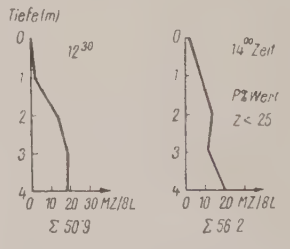


Abb. 69. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

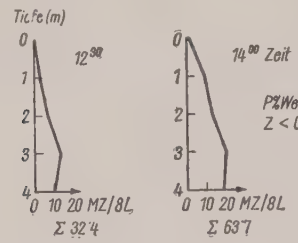


Abb. 70. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.

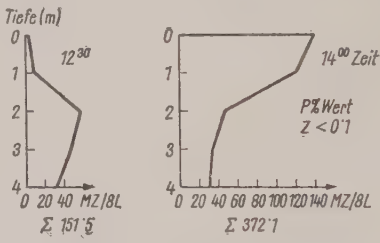


Abb. 71. *Cyclops tatricus* ♀♀.

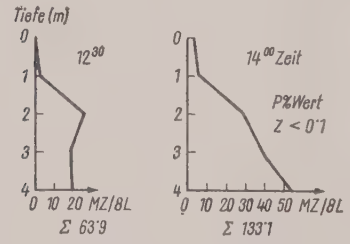


Abb. 72. *Daphnia longispina*.

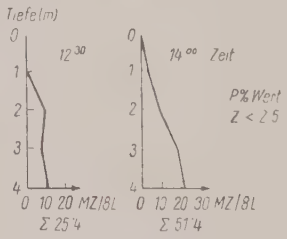


Abb. 73. *Bosmina longispina*.

D. Untersuchungen bei plötzlicher und anschließend weiterer, aber langsamer Abnahme der Beleuchtungsstärke

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 1. Oktober 1958 zwischen 14.15/15.00 Uhr, 15.45/16.30 Uhr und 18.00/18.30 Uhr bis in eine Tiefe von 4 m durchgeführt, wobei jeweils fünf Stichprobenwiederholungen möglich waren.

2. Temperatur

Tabelle 19

Tiefe/m	0	1	2	3	4
° C	15,0	13,4	13,2	12,8	12,8

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 74)

Am 1. Oktober kam es infolge eines Föhneinbruchs von Süden her zu Wolkenbildungen, durch welche die Sonne ab 15 Uhr verdeckt wurde. Die Beleuchtungsstärke sank dabei fast spontan von 47 Klx auf 10 Klx über der Wasseroberfläche.

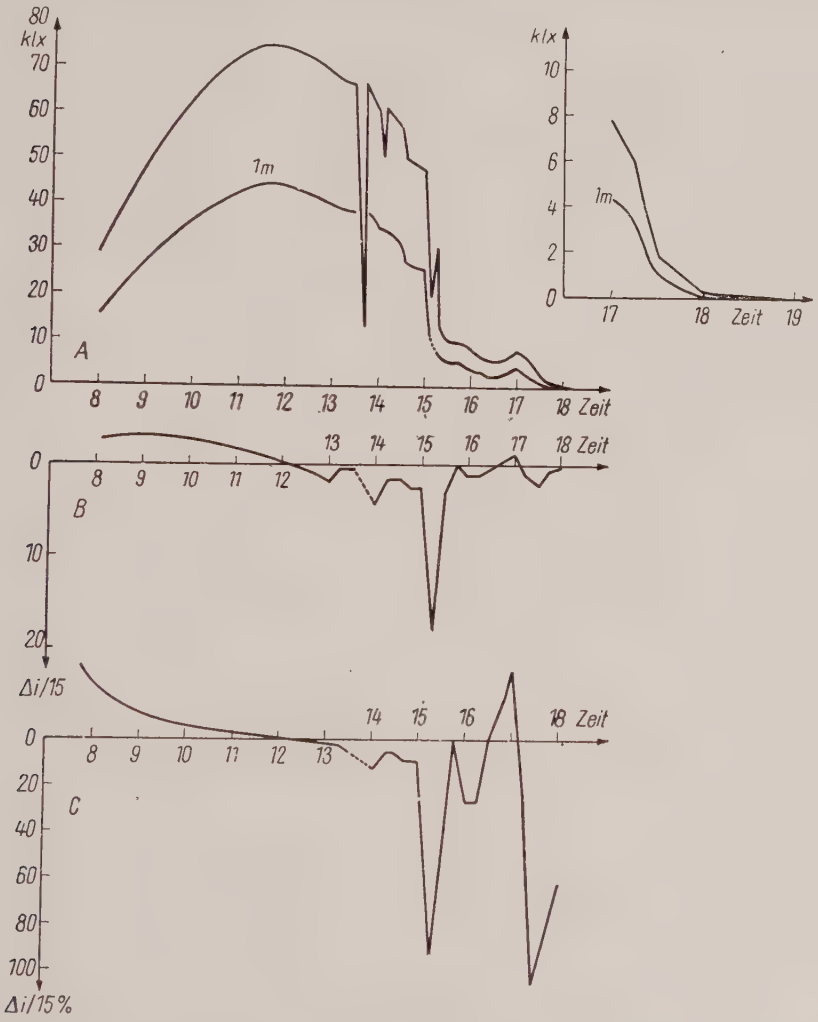


Abb. 74. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 1. Oktober 1958 über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe (A).
Verlauf der absoluten Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min für die 1 m Wassertiefe (B).
Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min für die 1 m Wassertiefe (C).

Ab 17 Uhr erfolgte eine kontinuierliche Abnahme der Beleuchtungsstärke bis zur Dunkelheit gegen 18.15 Uhr.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 75 bis 80)

Nach der Beurteilung der Verteilungsbilder ergibt sich in der Regel zwischen dem ersten und zweiten Verteilungsbild ein größerer Unterschied als zwischen dem zweiten und dritten. Die statistische Analyse führt zunächst zu gesicherten Unterschieden zwischen den Zeiten (Ausnahme: *Eudiaptomus* Copepodite und Juvenes). Darüber hinaus folgt nach der Ermittlung der kritischen Summendifferenz, daß die wesentlichen Unterschiede ausschließlich zwischen 14.15/15.00 Uhr und 15.45/16.30 Uhr realisiert sind (vgl. Anhang S. 452). Das bedeutet, daß der plötzliche Abfall der Beleuchtungsstärke zu einer merkbaren Aufwärtswanderung geführt hat, während trotz andauernder, aber nur langsamer Abnahme der Beleuchtungsstärke, keine weitere Aufwärtswanderung nachgewiesen werden kann.

E. Untersuchungen bei kontinuierlicher Zunahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 9. Oktober 1958 zwischen 7.00/7.45 Uhr, 8.00/8.45 Uhr, 9.30/10.15 Uhr und 10.30/11.15 Uhr durchgeführt. Die bis in eine Tiefe

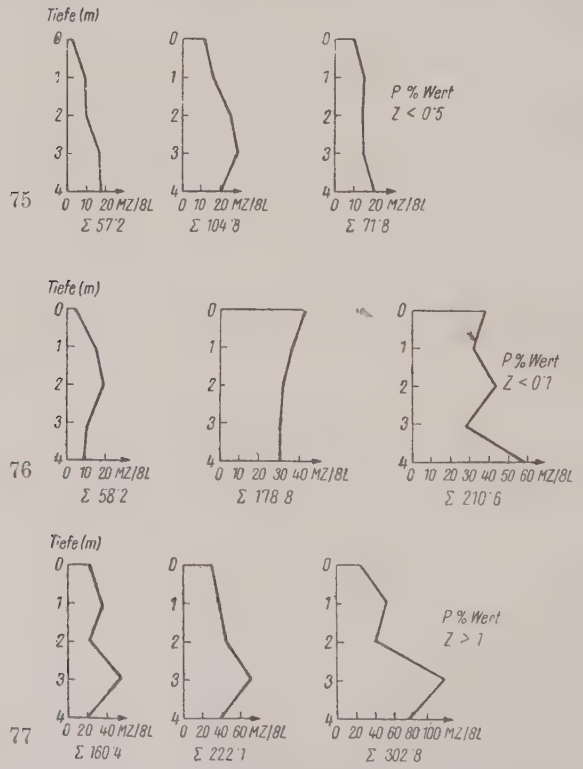


Abb. 75. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀. Abb. 76. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.
Abb. 77. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.
Die 3 Verteilungsbilder entsprechen jeweils den Zeiten 14.15, 15.45 und 18.00 Uhr.

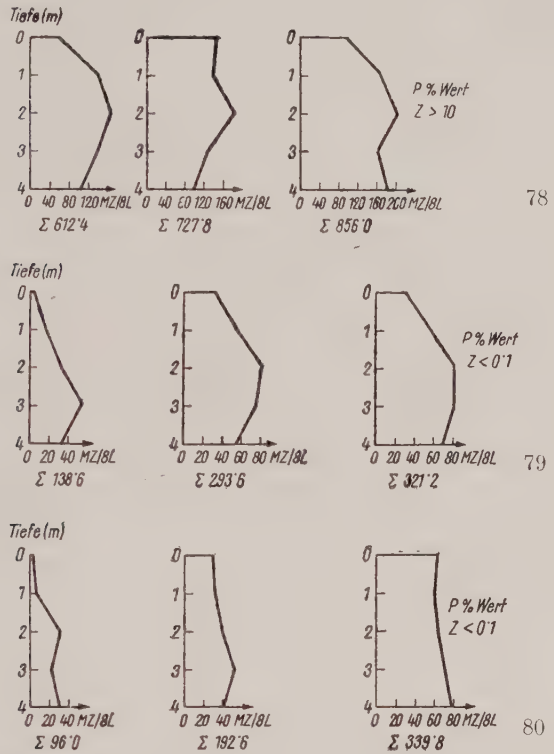


Abb. 78. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes. Abb. 79. *Daphnia longispina.*
Abb. 80. *Bosmina longispina.*
Die 3 Verteilungsbilder entsprechen jeweils den Zeiten 14.15, 15.45 und 18.00 Uhr.

von 4 m ausgedehnten Planktonfänge konnten jeweils sechsmal wiederholt werden (48 l). In die statistische Analyse wurden die Tiefen 0 bis 3 m einbezogen.

2. Temperatur

Tabelle 20

Tiefe/m	0	1	2	3	4
° C	15,0	14,4	13,8	13,6	13,3

3. Beobachtungsverhältnisse (Abb. 81)

Am 9. Oktober war der Himmel fast gleichmäßig bedeckt. Gegen 9 Uhr begann die Wolkendecke heller zu werden. Die ersten Wolkenlücken wurden gegen 10.30 Uhr sichtbar, ohne daß die direkte Sonnenstrahlung vor Beendigung der Untersuchungen auf den See gelangte.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 82 bis 86)

Die Verteilungsbilder sind in der Regel zu allen Fangzeiten verhältnismäßig einheitlich. Größere Unterschiede ergeben sich lediglich in zwei Fällen: *Bosmina* und *Daphnia*, die als einzige statistisch zu sichern sind. Eine deutliche Abwärtswanderung ist somit unter den herrschenden Beleuchtungsverhältnissen nicht nach-

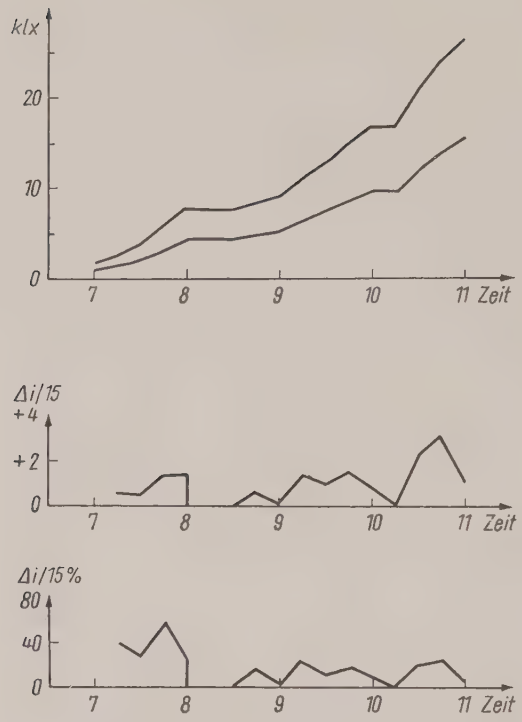


Abb. 81. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 9. Oktober 1958 über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe. Darunter die absolute und relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min.

zuweisen. Die Tatsache, daß die Unterschiede der Verteilungsbilder gerade bei den Cladoceren erheblicher sind, kann jedoch als Hinweis gewertet werden, daß die Bedingungen für eine Abwärtswanderung gegeben sind, und daß das Geschehen lediglich durch die bisher geringe Wanderamplitude einerseits und die grobe Fangmethodik (1 m Abstand der Fänge!) verborgen bleibt.

F. Untersuchungen bei fast kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel

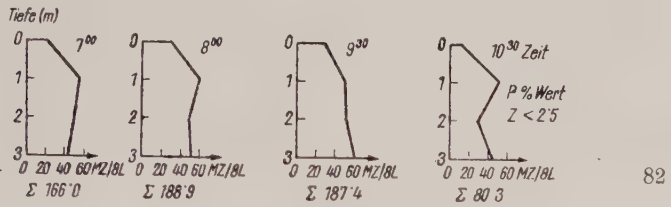
1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 8. Oktober (Witterung: windstill) in den Zeitabschnitten 14.15/15.00 Uhr, 15.30/16.30 Uhr, 17.30/18.15 Uhr und 20.00/20.45 Uhr bis in eine Tiefe von 3 m durchgeführt. Pro Metertiefe wurden sechs Stichproben entnommen.

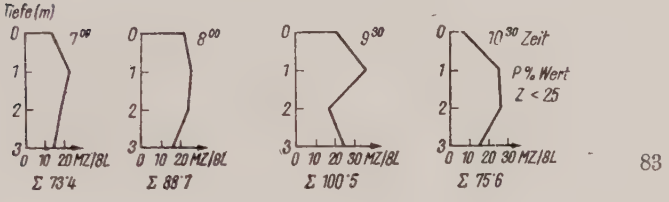
2. Temperatur

Tabelle 21

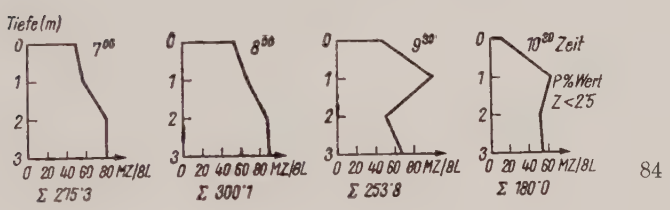
Tiefe/m	0	1	2	3
°C	15,5	14,6	13,8	13,6



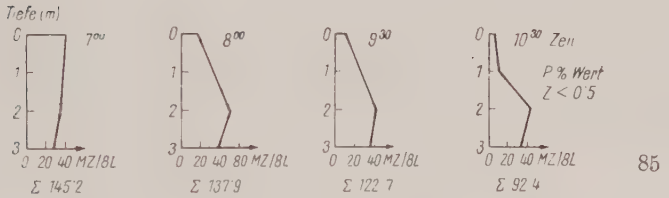
82



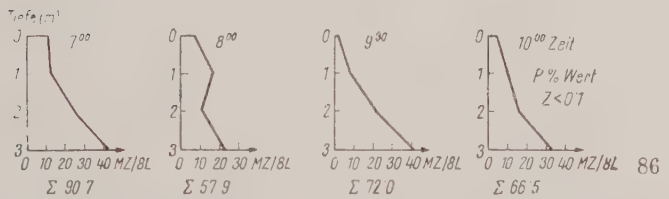
83



84



85



86

Abb. 82. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.
Abb. 83. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.
Abb. 84. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.
Abb. 85. *Daphnia longispina*.
Abb. 86. *Bosmina longispina*.

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 87)

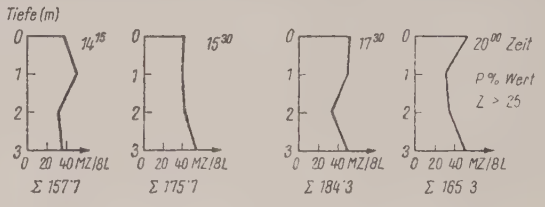
Am 8. Oktober war der Himmel fast gleichmäßig von tiefhängenden Wolken bedeckt. Die Beleuchtungsstärke betrug um die Mittagszeit etwa 20 Klx. Zwischen 13 bis 14 Uhr wurde es dunkler. Um 14 Uhr wurden nur noch 5 Klx registriert.

Dieser Wert blieb bis 16.00 Uhr erhalten. Dann sank die Beleuchtungsstärke gleichmäßig weiter ab bis zu völliger Dunkelheit gegen 19.15 Uhr.

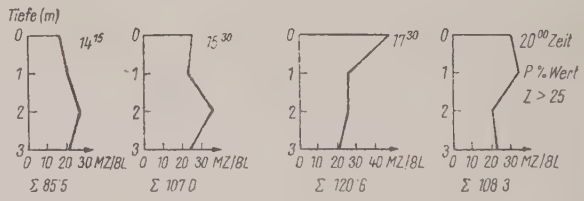
4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 88 bis 92)

Die Verteilungsbilder sind mit einer Ausnahme durch eine verhältnismäßig große Einheitlichkeit gekennzeichnet. Lediglich im Falle der Daphnien können Unterschiede gesichert werden, die jedoch nicht in aufeinanderfolgenden Zeiten zustande gekommen sind (vgl. Anhang S. 453). Es besteht daher die Möglichkeit, daß eine langsame Wanderung von Anfang an stattgefunden hat, die erst über einen längeren Zeitraum zu wesentlichen Unterschieden des Verteilungsbildes geführt hat.

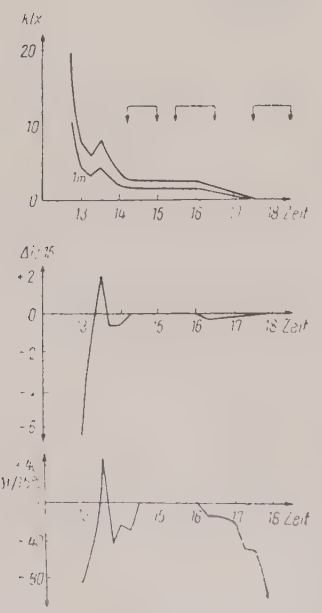
Überblickt man die geschilderten Untersuchungen, so ergibt sich zunächst fol-

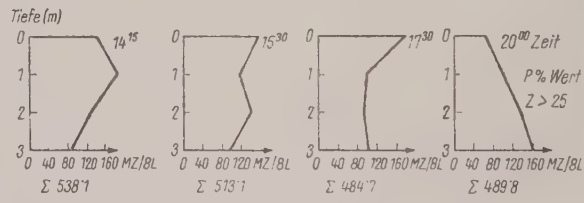


88

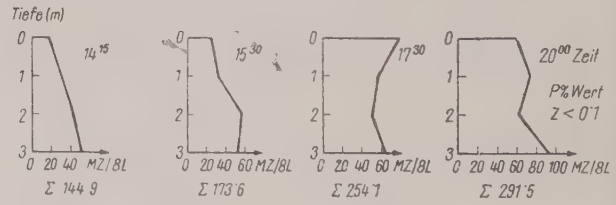


89

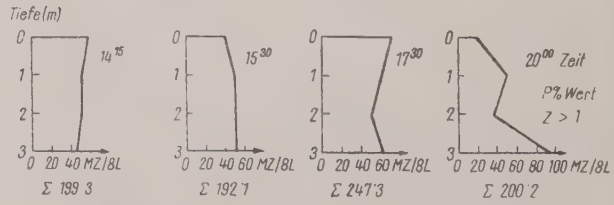




90



91



92

Abb. 87. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 8. Oktober 1958 über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe. Für die 1 m Tiefe sind die absolute und relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min angegeben.

Abb. 88. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.
Abb. 89. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.
Abb. 90. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.
Abb. 91. *Daphnia longispina*.
Abb. 92. *Bosmina longispina*.

gendes: In allen Fällen war die gleiche Fangmethodik angewendet worden. Die zeitlichen Unterschiede aufeinanderfolgender Fänge waren so bemessen, daß ein Vergleich der verschiedenen Untersuchungen nicht beeinträchtigt werden kann. Auch die Wassertemperaturen zeigten nur geringfügige Unterschiede. Schließlich war die Witterung ebenfalls in allen wesentlichen Punkten gleich, mit Ausnahme der Beleuchtungsverhältnisse. Damit scheint mir der Vergleich der verschiedenen Untersuchungen unter dem Aspekt der Beleuchtungsverhältnisse gerechtfertigt.

Die nach allgemeinen Gesichtspunkten vorgenommene Interpretation der Fangergebnisse stützt sich unter Zuhilfenahme der statistischen Analyse lediglich auf einige wenige, aber sehr wesentliche Kriterien (vgl. S. 446). Auf diese Weise konnte in einigen Untersuchungen eine Wanderung eindeutig nachgewiesen werden, während in anderen Untersuchungen ein ebensolcher Nachweis nicht möglich war. Wenn auch in letzterem Fall selbstverständlich nicht entschieden werden kann, ob tatsächlich keine Wanderung erfolgte oder eventuell eine solche mit nur geringer, nicht mehr erfaßbarer Wanderamplitude, so reicht diese Information für den Vergleich mit anderen Untersuchungen vollkommen aus.

Der Versuch eines exakten Vergleichs der verschiedenen Untersuchungen soll im folgenden Kapitel unternommen werden.

VII. VERGLEICH DER FANGERGEBNISSE VERSCHIEDENER UNTERSUCHUNGEN

Jede der zu vergleichenden Untersuchungen kann durch die Unterschiede der Gesamtfangzahl aufeinanderfolgender Planktonfänge gekennzeichnet werden. Diese Differenz ist somit ein Kriterium für das Ausmaß der Wanderung und kann als Vergleichsbasis für verschiedene Untersuchungen herangezogen werden. Da die Untersuchungen auf einer verschiedenen Anzahl von Stichprobenwiederholungen beruhen, müssen die Summendifferenzen (vgl. Anhang S. 451 ff,) auf die Fangeinheit (Stichprobe, 8 l) bezogen werden. In Abb. 93 ist für je zwei aufeinanderfolgende

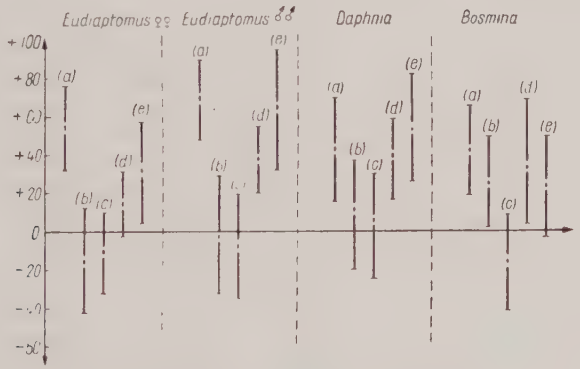


Abb. 93. Zum Vergleich verschiedener Untersuchungen (29. September, 1., 8. Oktober, 17. Juni 1958 vgl. Tabelle 22).

Jede einzelne Untersuchung ist gekennzeichnet durch den Unterschied der Fangzahlen (log transf. Wert der mittleren Fangzahl/8 l) zwischen den in Tabelle 7 angegebenen Zeiten. Es bedeuten + Zunahme (Aufwärtswanderung); − Abnahme (Abwärtswanderung) der Individuenzahlen. Beiderseits des durch einen Punkt angegebenen Unterschieds ist das Konfidenzintervall (vgl. Anhang S. 451) eingezeichnet.

Planktonfänge verschiedener Untersuchungen[1]) der Unterschied der logarithmisch transformierten, mittleren Individuenzahl/8 l und dessen Konfidenzintervall angegeben. Letzteres erhält man aus der Differenz der mittleren Individuenzahl aufeinanderfolgender Untersuchungen ± der kritischen Differenz (W 1% vgl. Anhang). Dabei nimmt man an, daß in dem so erhaltenen Intervall die wahre Differenz liegt. Überschneiden sich die Konfidenzintervalle zweier festgestellter Unterschiede, so kann die Frage nach wesentlichen Abweichungen zwischen beiden nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Aus den einzelnen Untersuchungen wurden jeweils charakteristische Unterschiede zweier aufeinanderfolgender Fangergebnisse ausgewählt, für welche in Tabelle 22 die wichtigsten Daten der Beleuchtungsverhältnisse in dem entsprechenden Zeitabschnitt für die Tiefen 1 m und 4 m angegeben sind.

Tabelle 22. Zusammenstellung der wichtigsten Daten für die Untersuchungen vom 17. Juni, 6., 29. September, 1., 8. Oktober 1958. Die zwischen den Fangzeiten der einzelnen Untersuchungen festgestellten Unterschiede der Individuenzahlen sind in Abb. 93 angegeben

Datum	Fangzeiten	Dauer der Beleuchtungsänderung (Minuten)	Beleuchtungsstärke (Klx) zur Zeit des 1. und 2. Planktonfanges in 1 und 4 m Tiefe 1.	2.	Mittelwert der Beleuchtungsstärke 1 + 4 m (Klx)	Mittlere rel. Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min	Temperatur ° C 0 m	1 m	2 m	3 m
6. 10.	11.45/12.30 bis 14.15/15.00 (~ 150 min)	150	1 m 58 4 m 26	26 11,4	42,0—18,7	~ 4%	20,5	19,4	19,3	18,7
29. 10. (a)	15.30/16.15 bis 16.45/17.30 (~ 75 min)	75	1 m 21,7 4 m 10,0	5,3 2,5	15,8— 3,9	~ 30%	13,8	13,1	13,0	12,7
1. 10. (b)	15.45/16.30 bis 18.00/18.30 (~ 120 min)	60	1 m 4,3 4 m 1,7	0,1 0,04	3,0— 0,07	~ 50%	15,0	13,4	13,2	12,8
8. 10. (c)	15.30/16.15 bis 17.30/18.15 (~ 120 min)	90	1 m 1,6 4 m 0,6	0,3 0,11	1,1— 0,2	~ 30%	15,5	14,6	13,8	13,6
17. 6. (d)	12.30/13.15 bis 14.00/14.15 (~ 90 min)	spontan	1 m 70 4 m 40	23 10,8	55 —18,9	~ 30% spontan	17,4	16,4	15,0	14,1
1. 10. (e)	14.15/15.00 bis 15.45/16.30 (~ 90 min)	15	1 m 26 4 m 11	7 3	18,5— 5,0	~ 30%	15,0	13,4	13,2	12,8

[1]) Berücksichtigt werden nur die Vertreter des Planktons, die zur Zeit aller Untersuchungen in ausreichender Menge vorhanden waren und zu den ausgeprägten Wanderern gehören.

Wie sich aus Tabelle 22 ergibt, ist die relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min zwischen den angegebenen Fangzeiten innerhalb der einzelnen Untersuchungen von annähernd gleicher Größe (ausgenommen am 6. September). Dennoch ergeben sich (vgl. Abb. 93) zum Teil bedeutende Unterschiede zwischen den einzelnen Untersuchungen. Sie sind besonders auffallend bei den Weibchen und Männchen von *Eudiaptomus gracilis*, wenn man die Untersuchungen vom 29. September und 1. bzw. 8. Oktober vergleicht.

Während die Unterschiede aufeinanderfolgender Fangzeiten am 29. September eindeutig einer Aufwärtswanderung zuzuschreiben sind (vgl. auch S. 431), kann man am 1. und 8. Oktober nicht entscheiden, ob überhaupt eine Wanderung zustande gekommen ist. Da die Unterschiede in diesen Fällen auf einer, wenn auch geringen Abnahme, der Individuenzahlen beruhen, besteht immerhin die Sicherheit, daß eine wesentliche Aufwärtswanderung nicht stattgefunden haben kann.

Bedeutendere Unterschiede ergeben sich wieder bei spontanem Abfall der Beleuchtungsstärke am 1. Oktober bzw. 17. Juni. Da sich die Konfidenzintervalle der festgestellten Summendifferenzen dieser Tage mit jenen vom 29. September überschneiden, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob auch zwischen den Untersuchungen wesentliche Unterschiede bestehen. Die Aufwärtswanderung bei plötzlichem Abfall der Beleuchtungsstärke scheint jedoch geringer zu sein als bei kontinuierlicher Abnahme am 29. September.

Bei den Cladoceren finden sich alle diese geschilderten Unterschiede zwischen den entsprechenden Untersuchungen weniger scharf ausgebildet: Die Konfidenzintervalle überschneiden sich in den meisten Fällen. Immerhin sind die wesentlichen Unterschiede in entsprechender Weise wie bei den Eudiaptomiden angedeutet. Es kann nicht entschieden werden, weshalb die Unterschiede bei den Cladoceren weniger scharf ausgeprägt sind. Unter Berücksichtigung der mehrfach erwähnten, höheren Empfindlichkeit der Cladeceren gegenüber den Copepoden, ist es jedoch verständlich, bei *Daphnia* und *Bosmina* unter bestimmten Bedingungen (vgl. 1. Oktober) noch beträchtliche Unterschiede im Sinne einer Aufwärtswanderung feststellen zu können, während bei *Eudiaptomus* keine Anzeichen für ein ebensolches Verhalten vorhanden sind.

Infolge der geringen Anzahl der angeführten Untersuchungen und der trotz aller geschilderten Maßnahmen immer noch bestehenden Fehlermöglichkeiten ist es nicht angebracht, auf weitere Einzelheiten, die sich aus dieser Zusammenstellung ergeben, einzugehen. Eine sehr wesentliche Aussage scheint mir jedoch gerechtfertigt zu sein: Das Ausmaß der Vertikalwanderung hängt nicht allein vom Betrag der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit ab, wenn diese Änderungen kontinuierlich verlaufen. Aus den Untersuchungen ergibt sich, daß bei gleicher, relativer Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min dann eine Wanderung nachgewiesen werden konnte, wenn die Beleuchtungsstärke verhältnismäßig hoch war. Bei sehr niedrigen Beleuchtungsstärken führte selbst eine hohe relative Änderung zu keiner nachweisbaren Wanderung. Darüber hinaus ergab sich, daß bei hoher Beleuchtungsstärke (nach Sonnenhöchststand) bei einer mittleren Abnahme von 4 % bereits eine Aufwärtswanderung festgestellt werden konnte (vgl. 6. September in der Tabelle).

Eine weitere Untersuchung, die am 30. September und 5. Oktober bei fast gleichen Wassertemperaturen durchgeführt wurde, veranschaulicht diesen Unterschied in besonderer Weise. Die Planktonfänge wurden an beiden Tagen auf die Oberflächenschicht (0 bis 30 cm) beschränkt und hier mit Hilfe eines gewöhnlichen Wassereimers von 10 l Inhalt vorgenommen. Zu den angegebenen Zeiten wurden jeweils 100 l Wasser geschöpft (jeweils 10 l an verschiedenen Stellen des Areals).

Nach Abschluß der Untersuchungen wurden die fixierten und sedimentierten Fangproben in ihren Sammeltuben entsprechend der zeitlichen Reihenfolge aufgestellt und photographiert (Abb. 94/95). Die wesentlichen Angaben über die Beleuchtungsverhältnisse sind in Tabelle 23 zusammengestellt:

Abb. 94. Sedimentierte Planktonproben/100 l. Die Schöpfproben wurden knapp unter der Wasseroberfläche (0 bis 30 cm) innerhalb des Fangareals vom treibenden Boot aus am 30. September zu folgenden Zeiten vorgenommen: 16.00, 17.00, 18.00, 20.00, 22.00, 24.00, 2.00, 5.20, 6.00, 6.30, 7.30 und 8.00 Uhr. Beleuchtungsverhältnisse Abb. 58.

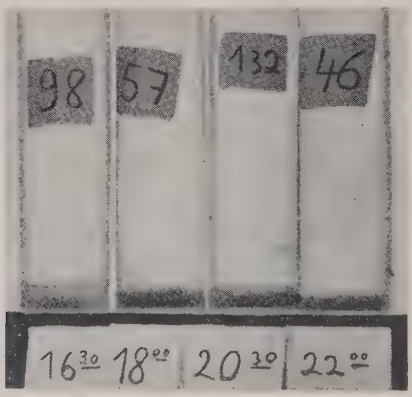


Abb. 95. Legende wie Abb. 94. Die Fänge wurden am 5. Oktober zu den Zeiten 16.30, 18.00, 20.30 und 22.00 Uhr durchgeführt. Beleuchtungsverhältnisse Abb. 59.

Tabelle 23

Datum	Beleuchtungsstärke (Klx) 16 18 Uhr für 1 m u. 4 m	Mittelwert der Beleuchtungsstärke 1—4 m (Klx)	Mittelwert der rel. Änderung.
30. Sept.	13,8—0,96 5,7—0,37	9,7 —0,7	50%
5. Okt.	3,2—< 0,01[1]) 1,3—≪ 0,01[1])	2,25—< 0,01[1])	>50%

[1]) Nicht mehr genau meßbar.

Den fast gleichbleibenden Planktonmengen zu den verschiedenen Zeiten am 5. Oktober stehen die bedeutenden Unterschiede vom 30. September gegenüber (Abb. 94). Berücksichtigt man, daß um die Mittagszeit des wolkenlosen Tages (30. September) zumindest die obere 1-m-Wasserschicht praktisch planktonfrei war, während am 5. Oktober das Plankton auch diese oberflächlichere Zone bis zum Wasserspiegel bevölkerte, so wird der Unterschied um so bemerkenswerter. Eine bereits geringe Wanderamplitude hätte am 5. Oktober rasch zu einer Stauung des Planktons an der Wasseroberfläche führen können. Am 30. September mußte das Plankton eine Strecke von mindestens 1 bis 2 m zurücklegen, um die Wasseroberfläche zu erreichen.

Der Vergleich beider Untersuchungen bestätigt, daß das Ausmaß der Wanderung nicht vom Betrag der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit abhängt, wenn diese Änderungen in kontinuierlicher Weise erfolgen.

Unter dem Einfluß einer hohen, absoluten Beleuchtungsstärke konnte bei hoher relativer Änderung stets eine Wanderung nachgewiesen werden. Bei gleichen Bedingungen, jedoch unter der Einwirkung einer niedrigen absoluten Beleuchtungsstärke, waren keine — oder zumindest nur geringe — Anzeichen einer Wanderung feststellbar.

Die Zahl der Untersuchungen reicht nicht aus, genauere Angaben in diesem Zusammenhang zu machen. Es ergibt sich aber aus den Beobachtungen, daß ein gleichartiges Verhalten, der über die gesamte Wassersäule verteilten Plankter, nicht zu erwarten ist.

Eine Deutung dieses Phänomens auf physiologischer Basis ist angesichts der naturgemäß groben Freilandmethodik sehr schwierig. Es besteht jedoch die Möglichkeit, an eine Wirkung der Änderungsgeschwindigkeit der Beleuchtungsstärke zu denken (vgl. S. 449ff.), deren genaueres Studium jedoch dem Experiment vorbehalten bleiben muß.

VIII. DISKUSSION

In der Einleitung waren bereits die Gründe dargelegt worden, welche eine Bearbeitung des Problems der Vertikalwanderung auch im Freiland erforderlich machen. Es ist wichtig zu prüfen, ob die experimentellen Befunde im Freiland realisiert und damit auch in entsprechender Weise zu interpretieren sind, oder ob sich Unterschiede ergeben, die zu weiteren Fragestellungen veranlassen. Durch die Verknüpfung und Vergleichbarkeit von Freilanduntersuchungen und Experimenten scheint mir ein Weg gegeben zu sein, das gesamte Phänomen unter den jeweiligen und so verschiedenartigen Bedingungen der Gewässer letzten Endes verstehen zu lernen.

Das methodische Hauptziel der Freilanduntersuchung über die Vertikalwanderung ist die Analyse zeitlicher Veränderungen des vertikalen Verteilungsbildes, welche uneingeschränkt als Folge aktiver Bewegungen der Einzeltiere zu betrachten sind. Die Schwierigkeiten, die sich diesem Ziel entgegenstellen, und die Maßnahmen zu ihrer Überwindung waren an entsprechender Stelle besprochen worden. Hier sei das Grundsätzliche wiederholt: Grobe Fehler durch horizontale Dichteunterschiede vermeidet die Methode wiederholter Stichprobenentnahme zweifellos. Mitunter kann jedoch aus zeitlichen Gründen eine nur verhältnismäßig geringe Anzahl von Stichproben entnommen werden. Es besteht daher durchaus die Möglichkeit, daß die statistische Behandlung der Fangergebnisse zu gesicherten Unterschieden führt, die jedoch auf horizontale Dichteunterschiede zurückzuführen

sind und fälschlicherweise als Folge einer Wanderung gewertet werden. Auf Grund der Voruntersuchungen ergeben sich jedoch zwei wesentliche Kriterien, die neben der statistischen Analyse anwendbar waren:

1. der Trend der Änderungen aufeinanderfolgender Fangergebnisse bei gleichsinnig andauernder Änderung der Beleuchtungsstärke (z. B. andauernde Individuenzunahme bei wiederholten Planktonfängen in den oberen Wasserschichten bei fortwährender Abnahme der Beleuchtungsstärke);
2. die gleichsinnige Änderung aufeinanderfolgender Verteilungsbilder bei verschiedenen Vertretern des Planktons (z. B. andauernde Abnahme der Individuenzahl aufeinanderfolgender Fänge bei *Eudiaptomus*, *Daphnia*, *Bosmina* usw. bei fortwährender Zunahme der Beleuchtungsstärke).

Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf extrem verschiedene Beleuchtungsverhältnisse, deren Änderung in einfacher und übersichtlicher Weise erfolgt, war die Möglichkeit gegeben, Vergleiche über das Ausmaß der Wanderung anzustellen. Die Berechtigung einer Interpretation der Fangergebnisse unter dem Aspekt der Beleuchtungsverhältnisse ohne Berücksichtigung anderer Faktoren war bereits in Kapitel V erörtert worden.

Formal nähert sich damit die Freilanduntersuchung einer der frühesten Methoden sinnesphysiologischer Forschung: der Beobachtung der Bewegungsreaktionen unter dem Einfluß des physikalisch meßbaren Außenfaktors. Aus den zahlreichen Einschränkungen, die einer Interpretation auf physiologischer Basis entgegenstehen, geht hervor, wie ungenau die Aussagen im Freiland im Verhältnis zur Beobachtung der Einzeltiere unter definierten Bedingungen im Experiment bleiben müssen. So werden aus der Fülle möglicher Bewegungsreaktionen nur die aktive Auf- und Abwärtsbewegung erfaßt und diese erst dann, wenn sie eine gewisse Zeit andauerte, so daß eine gegenüber den horizontalen Dichteunterschieden wesentliche Verschiebung des vertikalen Verteilungsbildes zustande gekommen ist. Dieser verhältnismäßig groben Beschreibung der Bewegungsreaktionen entspricht die Messung und Beschreibung der Reizänderungen in bezug auf das Einzeltier. Der Tagesgang der Beleuchtungsstärke wurde stets für eine bestimmte, konstante Tiefe angegeben. Diese Angaben werden nun um so weniger gelten, je schneller das Einzeltier während dieser Zeit nach oben oder unten schwimmt. Immerhin ergibt sich aus den Untersuchungen, daß die Plankter beispielsweise am Morgen bei der Abwärtswanderung fortwährend von isophotischen Linien immer höherer Energie „überholt" werden. Das hat zur Folge, daß der Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit annähernd jenem entspricht, der für eine konstante Tiefe angegeben wurde (vgl. Abb. 51 C). Damit ist die Betrachtung der Beleuchtungsänderungen in dieser Weise gerechtfertigt. Es darf aber nicht unbeachtet bleiben, daß die einwirkenden Lichtreize durch geringe Lageänderungen des Einzeltieres im Wasser erheblich verändert werden können, da das Seiten- und Unterlicht jeweils nur einen Bruchteil des Oberlichtes beträgt (vgl. Sauberer 1939). Daraus folgt, daß einer Deutung der Fangergebnisse auf physiologischer Basis unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstehen, wenn dies nach gleichen, exakten Maßstäben erfolgen soll, wie es bei experimentellen Untersuchungen möglich ist. Eine derartige verfeinerte Analyse kann daher grundsätzlich nicht Aufgabe der Freilanduntersuchung sein, durch welche das Experiment niemals ersetzt, wohl aber wesentlich ergänzt werden kann.

Die in den vorausgegangenen Kapiteln geschilderten Untersuchungen haben einige Beobachtungen ergeben, welche mit experimentellen Ergebnissen, insbe-

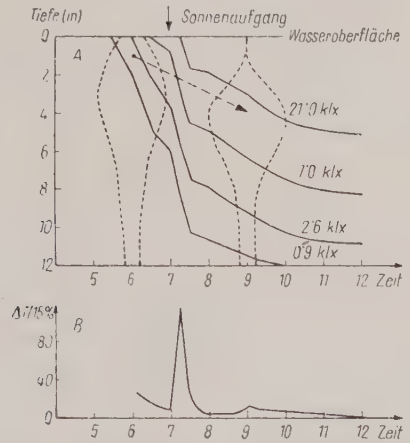


Abb. 96. A Neben dem Verlauf der isophotischen Linien: 0,9, 2,6, 7,0 und 21,0 Klx am Vormittag des 6. September 1958 im Lunzer Untersee sind zwei hypothetische Vertikalverteilungen angegeben, wobei folgende Untersuchungsergebnisse (vgl. S. 400, Abb. 10 bzw. S. 430) berücksichtigt wurden:

1. Um 6.00 Uhr befindet sich noch eine erhebliche Menge Plankton in 1 m Tiefe.
2. Die Abwärtswanderung ist gegen 9.00 Uhr in etwa 4 m Tiefe beendet.

Für die aus 1 m Tiefe abwärtswandernden Plankter wird gleichmäßige Schwimmgeschwindigkeit angenommen. Die zeitliche Veränderung der Tiefenposition ist durch einen Pfeil angegeben. Man erkennt, daß die in die Tiefe schwimmenden Plankter fortwährend von isophotischen Linien höherer Energie „überholt" werden.

B Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit (vgl. S. 391) für die abwärtswandernden Plankter unter Berücksichtigung der angenommenen, zeitlich veränderten Tiefenposition. Eine schnellere Abwärtswanderung kann auf Grund der Untersuchungen nicht angenommen werden. Bei geringerer Schwimmgeschwindigkeit nähert sich die Kurve jener, welche für ein konstantes Niveau angegeben wurde (vgl. Abb. 51 C).

sondere mit jenen von HARRIS und WOLFE (1955) weitgehend in Einklang stehen bzw. daraus verständlich werden.

Diese Beobachtungen waren:

1. In der frühen Morgendämmerung (< 1 Lux) findet bei kontinuierlich erfolgender, hoher relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit eine Aufwärtswanderung statt.
2. Die Abwärtswanderung beginnt für die einzelnen Vertreter bei zunehmender Beleuchtungsstärke (< 1 Klx) um so früher, je tiefer und ausgeprägter sich das Maximum einstellt.
3. Die Abwärtswanderung wird frühzeitig innerhalb eines Zeitabschnittes beendet, in welchem die absolute Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit den Höhepunkt überschritten hat, und die relative Änderung pro 15 min noch etwa 10% beträgt. Die Beleuchtungsstärke hat dann im Bereich der Maxima etwa 30% des Höchstwertes erreicht.
4. Die Aufwärtswanderung beginnt innerhalb der ersten beiden Stunden nach Sonnenhöchststand bei einer relativen Abnahme der Beleuchtungsstärke von $< 10\%$. Die Plankter erreichen die Wasseroberfläche schon bei einer Beleuchtungsstärke, die erheblich höher ist als jene, welche zu Beginn der Abwärtswanderung dort festzustellen war.

5. Lage und Ausprägung der Maxima hängen in hohem Grade von den Beleuchtungsverhältnissen ab.
6. In der Dunkelheit ist stets eine Verminderung der Individuenzahlen an der Wasseroberfläche festzustellen.
7. Am Ende der Aufwärtswanderung befinden sich noch zahlreiche Tiere in den tieferen Schichten.
8. Bei kontinuierlicher Änderung der Beleuchtungsstärke hängt das Ausmaß der Wanderung (Wanderamplitude) nicht vom Betrag der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit ab. Bei praktisch gleicher, relativer Änderung pro Zeiteinheit konnte bei hohen Beleuchtungsstärken eine Wanderung nachgewiesen werden, bei niedrigen Beleuchtungsstärken und sonst gleichen Bedingungen dagegen nicht oder nur in sehr geringfügigem Grade.

Aus der Zusammenstellung geht zunächst generell die Bedeutung des Lichtfaktors für den Verlauf der Vertikalwanderung hervor. Es ergibt sich weiterhin, daß die früheren Vorstellungen von einem absoluten Optimum im Sinne einer physikalischen Konstanten (Russel 1927) nicht aufrecht erhalten werden können (vgl. S. 422).

Die Untersuchungen von Harris und Wolfe (1955) haben gezeigt, daß bereits bei geringen Beleuchtungsstärken (0,1 Lux) — auch bei fortlaufender Zunahme derselben — eine Aufwärtswanderung der vorher dunkeladaptierten Daphnien zustande kommt. Die Schwimmrichtung ist jedoch nicht von der Lage der Lichtquelle abhängig. Diese Wanderung, die auch bei augenlosen Daphnien beobachtet wurde (Harris und Mason 1956), wird einer rein photokinetischen Wirkung des Lichtes zugeschrieben und dürfte der Aufwärtswanderung des Crustaceenplanktons in der frühen Morgendämmerung entsprechen. Sie erfolgt nach Harris solange, bis die zunehmende Beleuchtungsstärke die Adaptationsgeschwindigkeit „überholt". Nun beginnt die Abwärtswanderung, teilweise durch Hemmung der Schlagfrequenz der Antennen, teilweise aber auch durch typisch negativ phototaktische Reaktionen (Schröder 1959)[1]). Dadurch werden die Tiere in immer größere Tiefen geführt. Mit steigender Tiefe nimmt die Geschwindigkeit der Beleuchtungszunahme pro Zeiteinheit ab. Auch über der Wasseroberfläche erfolgt die Zunahme der Beleuchtungsstärke mit fortschreitender Tageszeit in immer geringerem Maße. Damit werden an das Adaptationsvermögen immer geringere Anforderungen gestellt, so daß schließlich die Adaptation mit den weiteren Änderungen der Beleuchtungsstärke Schritt halten kann. Infolge der fortlaufenden Adaptation an höhere Beleuchtungsstärken während der Abwärtswanderung beenden die Tiere die Wanderung bei einer Beleuchtungsstärke, die über jener liegt, welche zu Beginn der Abwärtswanderung an der Wasseroberfläche herrschte. Sobald die Beleuchtungsstärke wieder abnimmt, beginnt die Aufwärtswanderung. Die Plankter erreichen die Wasseroberfläche daher bereits bei einer Beleuchtungsstärke, die ebenfalls noch über jener liegt, welche am Morgen zu Beginn der Abwärtswanderung an der Oberfläche herrschte. Dort stauen sich nun die aufwärtsstrebenden Plankter. Sobald mit dem Einbruch der Dunkelheit die Bewegungsaktivität gehemmt wird, erfolgt ein Absinken und damit eine Verringerung der Individuenzahlen unmittelbar unter dem Wasserspiegel.

Die Bedeutung der Beleuchtungsstärke für die Lage der Maxima wurde bereits in Kapitel V (S. 421) erörtert. Dieser Zusammenhang kann aber auch unter einem

[1]) Es besteht in diesem Zusammenhang keine Veranlassung, auf die Diskussion über eine Beteiligung einer geotaktischen Komponente einzugehen. Vgl. hierzu Schröder 1959.

anderen Gesichtspunkt betrachtet werden. SCHRÖDER (1959) hat eine Zusammenstellung der Lage der Maxima gleicher Planktonarten in Gewässern mit verschiedenem optischen Milieu gebracht. Aus ihr geht hervor, daß die Maxima in um so größerer Tiefe anzutreffen sind, je höher das Transmissionsmaximum des Gewässers im Bereich der grünen Strahlung ist. SCHRÖDER führt dies mit Recht auf das relative Empfindlichkeitsmaximum der Crustaceen (vgl. VIAUD 1938, SCHRÖDER 1959) in eben diesem grünen Spektralbereich zurück. Es war naheliegend, in diesem Zusammenhang Vergleiche an beiden Lunzer Seen mit ihrem so verschiedenen optischen Milieu durchzuführen. Die Mindestvoraussetzung für einen solchen Vergleich ist jedoch, daß das Verhalten der Plankter in allen wesentlichen Punkten große Übereinstimmung zeigt. Dies war nicht der Fall, denn im Lunzer Obersee zeigten sich erhebliche Unterschiede im Verhalten, die von Alter und Geschlecht abhängig sind (SIEBECK 1960), so daß eine vergleichende Betrachtung der Tagestiefe allein unter dem Aspekt der Wirkung des optischen Milieus nicht mehr zu rechtfertigen war. Aus den Untersuchungen in Kapitel V konnte der Schluß gezogen werden, daß die Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse für die Lage der Maxima von erheblicher Bedeutung ist. In Verbindung mit der Feststellung SCHRÖDERS wird man daher sagen können: Die Maxima gleicher Planktonarten werden — bei gleichem Verlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche — in jenen Gewässern eine um so tiefere Position einnehmen, je mehr die Lage des Transmissionsmaximum dem Bereich des Empfindlichkeitsmaximums genähert ist.

Besonders bemerkenswert erschien mir die Feststellung, daß am Ende der Aufwärtswanderung immer zahlreiche Tiere auch noch in größerer Tiefe anzutreffen waren. RUTTNER (1929/30) machte im Lunzer Untersee dieselbe Beobachtung. Auch ELSTER (1936) spricht nach Untersuchungen im Bodensee nur von einer zunehmenden Streuung der Individuenzahlen (*Heterocope borealis*) in Richtung der Wasseroberfläche während der Abenddämmerung. Die Untersuchungen von JUDAY (1904) ergaben ähnliche Verhältnisse. Diese Beobachtungen widersprechen meiner Ansicht der Auffassung ULLYOTTS (1938), daß mit Beginn der Abnahme der Beleuchtungsstärke eine Aufwärtswanderung der gesamten Planktonbevölkerung einsetzt — unabhängig von der jeweiligen Tiefe der Einzeltiere. Die unmittelbare Untersuchung dieser Frage war mit Hilfe der geschilderten Fangapparatur nicht möglich. Es liegen jedoch einige Untersuchungen vor, aus welchen man den Schluß ziehen kann, daß das Verhalten der Plankter auch von deren Tiefenposition im Wasser beeinflußt wird. Bei diesen Untersuchungen handelt es sich um den Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse auf das Ausmaß der Vertikalwanderung. Bei stark bedecktem Himmel können nämlich auch in den oberflächlicheren Wasserschichten jene Beleuchtungsverhältnisse annähernd realisiert werden, welche an wolkenlosen Tagen nur in größerer Tiefe anzutreffen sind.

Aus den Untersuchungen ergab sich, daß der Betrag der relativen und kontinuierlich verlaufenden Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit nicht entscheidend für das Ausmaß der Wanderung ist. Aus diesem Befund muß der Schluß gezogen werden, daß die über die gesamte Wassersäule verteilten Plankter bei gleicher und kontinuierlich verlaufender Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit nicht in gleicher Weise reagieren.

Eine physiologische Deutung dieses Befundes ist unter Berücksichtigung der zahlreichen Einschränkungen äußerst schwierig. Das WEBERsche Gesetz ist für diese Betrachtungen nicht zuständig, da es sich um kontinuierliche Reizänderungen handelt. In Anlehnung an die Interpretation der Experimente von

Harris und Wolfe (1955) scheint es nicht ausgeschlossen, daß es sich in diesem Fall um eine Wirkung der Geschwindigkeit der Reizänderung handelt. Es wäre denkbar, daß Reizänderungen unterhalb einer bestimmten Minimalgeschwindigkeit keine aktive Wanderung auszulösen vermögen. Damit könnte der Verbleib zahlreicher Plankter in der Tiefe bei abnehmender Beleuchtungsstärke gedeutet werden, da die Geschwindigkeit der Reizänderung mit zunehmender Tiefe abnimmt.

In der Tat kam Clarke (1930) bereits zu der Meinung, daß die Reizgeschwindigkeit eine wichtige Rolle spielen müsse. Seine Beobachtungen an Daphnien wurden bis heute jedoch nicht wiederholt und systematisch durchgeführt.

Die Geschwindigkeit kontinuierlich erfolgender Beleuchtungsänderungen scheint von erheblicher Bedeutung für das Verständnis des Geschehens der Vertikalwanderung zu sein. Die Prüfung dieser Zusammenhänge muß dem Experiment vorbehalten bleiben, welches damit einen wesentlichen Beitrag über die Bedeutung des Lichts als auslösender Faktor für die Vertikalwanderung zu liefern vermag.

IX. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird eine Fang- und Meßmethodik geschildert, die es gestattet, neben den Planktonuntersuchungen gleichzeitig die Strahlungsverhältnisse zu erfassen. Es wurden folgende Planktonorganismen berücksichtigt:
   Eudiaptomus gracilis,
   Acanthodiaptomus denticornis,
   Cyclops tatricus,
   Daphnia longispina,
   Bosmina longispina.

2. Untersuchungen über den tagesperiodischen Verlauf der Vertikalwanderung führen in beiden Seen zu folgenden Feststellungen:

   a) Mit Beginn der Morgendämmerung findet bei sehr geringer absoluter Beleuchtungsstärke (< 1 Lux) und kontinuierlich erfolgender, hoher, relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit eine Aufwärtswanderung statt.

   b) Mit zunehmender, absoluter Beleuchtungsstärke (< 1 Klx) und rasch abnehmender, relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit erfolgt die Abwärtswanderung.

   c) Die Abwärtswanderung ist einige Stunden vor Sonnenhöchststand beendet. Die Maxima der einzelnen Vertreter befinden sich dann in um so größerer Tiefe, je früher ihre Abwärtswanderung begann.

   d) Die Abwärtswanderung beginnt frühzeitig nach Sonnenhöchststand. Die Oberflächenschichten werden bei einer Beleuchtungsstärke erreicht, welche über jener liegt, unter deren Einfluß am Morgen die Abwärtswanderung erfolgte.

   e) Wenige Stunden nach Einbruch der Dunkelheit konnte das sogenannte „Mitternächtliche Absinken" festgestellt werden.

3. Die Lage der Maxima ist unter Berücksichtigung verschiedener Strahlungsverhältnisse nicht mit der Annahme eines absoluten Optimums im Sinne

Russels (1927) erklärbar. In Anlehnung an die Interpretation der Laborergebnisse von Harris und Wolfe (1955) wird der Versuch unternommen, das Geschehen mit Hilfe des Adaptationsbegriffes zu deuten. Danach kommt dem Adaptationsvermögen und der Vorgeschichte der Beleuchtungsverhältnisse für die Lage der Planktonmaxima die entscheidende Bedeutung zu.

4. Untersuchungen über das Ausmaß der Wanderung bei kontinuierlicher Änderung der Beleuchtungsstärke zeigen, daß der Betrag der relativen Änderung pro Zeiteinheit nicht entscheidend ist. Bei hoher absoluter Beleuchtungsstärke konnte bereits bei verhältnismäßig geringer relativer Änderung derselben eine Wanderung nachgewiesen werden. Bei sehr niedrigen absoluten Beleuchtungsstärken und hoher relativer Änderung waren höchstens geringfügige Anzeichen einer Wanderung festgestellt worden.

   Dieser Befund führt zu der Annahme, daß der in beiden Lunzer Seen am Ende der Aufwärtswanderung in der Tiefe des Sees anzutreffende Anteil der Planktonbevölkerung sich in nur geringerem Maße an der Wanderung beteiligen kann. Eine physiologische Deutung dieser Feststellung kann erst auf Grund experimenteller Untersuchungen erfolgen. Es wird jedoch auf die Möglichkeit hingewiesen, daß der Geschwindigkeit der kontinuierlich erfolgenden Beleuchtungsänderung eine wesentliche Bedeutung für das Geschehen der Vertikalwanderung zukommt.

X. ANHANG

1. Bestimmung der kritischen Summendifferenzen ($D_{1\%}$)

$$D_{1\%} = W_{1\%};\ v.\ \sqrt{\frac{S^2\,(\text{Rest})}{q}}$$

S^2 Rest = Reststreuung (vgl. Analysenschema der VA)
q = Anzahl aufeinanderfolgender Fangzeiten
v = Zahl der Freiheitsgrade des Restes
$W_{1\%}$ wird nach Tabellen von Pearson and Hartley (1954) ermittelt.
Gesicherte Unterschiede werden mit * versehen.

2. Zu Kapitel VI, B. S. 431 (Abb. 61, 60, 64, 65)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall	$D_{1\%}$
Eudiaptomus gracilis ♂♂	15.30	91,2	—	22,3
	16.45	145,5	54,3* (76,6 / 32,0)	
	17.45	153,4	62,2* (7,9 / 30,2 / −14,4)	
Eudiaptomus gracilis ♀♀	15.30	85,1		21,8
	16.45	154,1	69,1* (90,9 / 47,3)	
	17.45	160,5	75,4* (6,3 / 28,1 / −15,5)	
Daphnia longispina	15.30	107,7		27,2
	16.45	150,6	42,8* (70,0 / 15,6)	
	17.45	169,0	61,8* (19,6 / 46,8 / −7,6)	
Bosmina longispina	15.30	81,9		23,5
	16.45	123,8	42,0* (65,0 / 18,5)	
	17.45	155,0	69,2* (31,2* / 54,7 / 7,7)	

3. Zu Kapitel VI, C. S. 433 (Abb. 68, 67, 72, 73)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall	$D_{1\%}$
Eudiaptomus gracilis	12.30 14.00	116,2 133,8	32,9 17,6* — 2,3	15,3
Eudiaptomus gracilis	12.30 14.00	91,2 129,8	57,5 38,6* 19,7	18,9
Daphnia longispina	12.30 14.00	71,9 110,6	59,9 38,7* 17,5	21,2
Bosmina longispina	12.30 14.00	63,0 96,5	69,6 33,5 2,6	36,1

4. Zu Kapitel VI, D. S. 434 (Abb. 76, 75, 79, 80)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall	$D_{1\%}$
Eudiaptomus gracilis	14.15 15.45 18.00	123,0 155,0 139,9	59,7 32,0* 4,3 —42,8 —15,1 +12,6	27,7
Eudiaptomus gracilis	14.15 15.45 18.00	124,2 188,2 186,4	95,2 64,0* 32,8 —55,8 —13,9 28,0	31,2
Daphnia longispina	14.15 15.45 18.00	155,8 210,3 218,8	83,1 54,5* 25,9 37,1 8,5 —20,1	28,6
Bosmina longispina	14.15 15.45 18.00	142,6 202,1 225,2	85,4 59,5* 33,6 49,0 23,1 — 2,8	25,9

Literatur

Berger, F., 1958: Über die Ursache des „Oberflächeneffektes" bei Lichtmessungen unter Wasser. Wetter u. Leben 10. Jg., **11/12**, 164—170.

Clarke, G. L., 1930: Change of phototropic and geotropic signs in Daphnia induced by changes of light intensity. J. of exp. Biol. **7**, 109—131.

— 1933: Dirunal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in submarina irradiation. Biol. Bull. Woods Hole **65**, 402—436.

Cushing, D. H., 1950: The vertical migration of planktonic crustacea. Biol. Rev. **26**, 158—192.

Cuvier, le Baron, 1817: La règne animale. Paris.

Demoll, R., 1921: Temperaturwellen (-seiches) und Planktonwellen. Arch. Hydrobiol. **13**. 313—320.

Dirmhirn, I., 1951: Neuere Strahlungsmessungen in den Lunzer Seen. Wetter u. Leben, 3. Jg., **11/12**, 258—263.

— 1953: Einiges über die Reflexion der Sonnen- und Himmelsstrahlung an verschiedenen Oberflächen (Albedo). Wetter u. Leben, 5. Jg., 86—94.

Eckel, O., 1948: Für die Praxis: Auf- und Untergang der Sonne, Tageslänge, Sonnenhöhe. Wetter u. Leben **2**, 51—54.

5. Z · Kapitel VI, F. S. 438 (Abb. 89, 88, 91, 92)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall						$D_{1\%}$
Eudiaptomus gracilis	14.15	157,3							21,9
	15.30	161,3	4,0	25,9 —17,9					
	17.30	164,1	6,8		2,8	25,7 —19,1			
	20.00	152,5	4,8		11,6		—11,6	—33,5 10,3	
Eudiaptomus gracilis	14.15	126,6							
	15.30	137,5	10,9	39,0 17,2					
	17.30	140,8	14,2		2,7	30,8 —25,4			28.1
	20.00	133,3	6,7		7,5		— 7,5	—35,6 20,6	
Daphnia longispina	14.15	151,0							
	15.30	151,4	0,4	28,3 —27,5					
	17.30	177,3	26,3		25,9	53,8 — 2,0			27,9
	20.00	179,9	28,9*		2,6		2,6	30,5 —25,3	
Bosmina longispina	14.15	148,6							
	15.30	164,3	15,7	41,2 — 9,8					
	17.30	175,4	26,8*		11,1	36,6 —14,4			25,5
	20.00	158,4	9,8		17,0		—17,0	—42,5 8,5	

*) Gesicherte Unterschiede nur bei den Cladoceren und nicht in unmittelbar aufeinanderfolgenden Zeiten.

Elster, H.-J., 1936: Einige biologische Beobachtungen an Heterocope borealis Fischer (— H. weismanni Imhof). Int. Rev. Hydrobiol. **33**, 357—433.

— 1958: Zum Problem der quantitativen Methoden in der Zooplanktonforschung. Verh. Internat. Ver. Limnol. **12**, 404—411.

Ewald, W. F., 1910: Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theoarie der Tropismen. Biol. Zbl. **30**, 1, 49, 379, 385.

Gessner, F., 1955: Hydrobotanik Bd. I, Energiehaushalt. VEB Deutscher Verlag d. Wissenschaften, Berlin.

Götzinger, G., 1912: A. Geomorphologie der Lunzer Seen und ihres Gebietes. Int. Rev. Hydrobiol. **3/4**, Suppl. 1/2, 1—156.

Harris, I. E., and Wolfe, U. K., 1955: A laboratory study of vertical migration. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, 144, 329—354.

— and Mason, P., 1956: Vertical migration in eyeless Daphnia. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, 145, 280—290.

Heberdey, F., u. Kupka, E., 1941: Das Helligkeitsunterscheidungsvermögen von Daphnia pulex. Zeit. vgl. Physiol. **29**, 4, 541—582.

Juday, C., 1904: The diurnal movement of Plankton Crustacea. Trans. Wiscon. Acad. Vol. XIV, part. II, 524—568.

Kikuchi, K., 1930: A comparison of the diurnal migration of plankton in eight Japanese Lakes. Mem. Coll. Sc. Kyoto Imper. Univ. Ser. B, Vol. V, 27—74.

Mahringer, W., 1958: Über die spektrale Lichtdurchlässigkeit des Traunsees. Wetter u. Leben, 10. Jg., **1/2**, 24—28.

— 1958: Der Oberflächeneffekt bei der Messung der Lichtdurchlässigkeit des Wassers mit dem Lunzer Unterwasserphotometer. Wetter u. Leben, 10. Jg., 5/**7**, 83—86.

Merker, E., 1940: Der Lichtschutz im belebten Wasser. Int. Rev. Hydrobiol. **40**, 174—196.

Nydegger, P., 1957: Vergleichende limnologische Untersuchungen an sieben Schweizerseen. Beitr. z. Geol. d. Schweiz. Hydrologie **9**, Geogr. Verl. Kümmerley & Frey, Bern.

Pearson, E. S., and Hartley, H. O., 1954: Biometrica Tables for Statisticians. Vol. I, Cambridge.
Ragotzkie, R. A., and Bryson, R. A., 1953: Correlation of currents with the distribution of adult Daphnia in lake Mendota. J. Mar. Res. **12**, No. 2, 175—172.
Russel, F. S., 1926/27: The vertical Distribution of Plankton in the sea. Biol. Rev. **2**, 213—262.
Ruttner, F., 1905: Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten im Großen Plöner See und in zwei nordböhmischen Teichen. Plöner Forschungsberichte **12**, 35—62.
— 1909: Über tägliche Tiefenwanderungen von Planktontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. Int. Rev. Hydrobiol. **2**, 397—432.
— 1914a: Bemerkungen zur Frage der vertikalen Planktonwanderungen. Int. Rev. Hydrobiol. **6**, Suppl. 6, 1—12.
— 1914b: Die Verteilung des Plankton im Süßwasser. Fortsch. d. naturw. Forsch. **X**, Abderhalden, 273—336.
— 1914c: Bericht über die Planktonuntersuchungen an den Lunzer Seen. Int. Rev. Hydrobiol. **9**. 518—527.
— 1929/30: Das Plankton des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit. Int. Rev. Hydrobiol. **23**, 1—138 u. 161—287.
— 1943: Beobachtungen über die tägliche Vertikalwanderung des Planktons in tropischen Seen. Arch. Hydrobiol. **49**, 474—492.
— 1952: Grundriß der Limnologie. 2. Auflage, Walter de Gruyter & Co.
Sauberer, F., u. Eckel, O., 1938: Zur Methodik der Strahlungsmessungen unter Wasser. Int. Rev. Hydrobiol. **37**, 257—289.
— 1939: Beiträge zur Kenntnis des Lichtklimas einiger Alpenseen. Int. Rev. Hydrobiol. **39**, 20—55.
— u. Ruttner, F., 1941: Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer. Akad. Verlagsgesellsch. Becker & Erler, Kom.-Ges., Leipzig.
— 1958: Meteorologische Lichtmessungen in Wien. Arch. Met. Geoph. Biokl. **9**, 164—184.
Schröder, R., 1959: Die Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons der Seen des südlichen Schwarzwaldes. Arch. Hydrobiol. Suppl. 25, Falkau-Schr. 4, 1—43.
Siebeck, O., 1960: Die Bedeutung von Alter und Geschlecht für die Horizontalverteilung planktischer Crustaceen im Lunzer Obersee. Int. Rev. Hydrobiol. **45**, 1, 125—131.
Tonolli, V., 1958: Ricerche sulla microstruttura di distributione dello zooplancton nel Lago Maggiore. Mem. Ist. Idrobiol. **10**, 125—152.
Ullyot, Ph., 1938: Tägliche Wanderungen der Süßwasser-Crustaceen. Int. Revue. Hydrobiol. **38**, 262—284.
Viaud, G., 1938: Recherches experimentales sur le phototropisme des Daphnies. Public. Fac. d. Lettres de Strassbourg 2. S. Fasc. 84, 1—196.
Weber, E., 1957: Grundriß der biologischen Statistik. 3. Aufl., VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
Whitney, L. V., 1938: Continual solar radiation measurements in Wisconsin Lakes. Tr. Wisc. Acad. **31**, 175.
Worthington, E. B., 1931: Vertical movements of fresh-water Marcoplankton. Int. Rev. Hydrobiol. **25**, 394—436.

Dr. Otto Siebeck
München 13
Agnesstraße 57, III. Sb.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	3	1960	455—460

Manfred Zahn

EINE NEUE WASSERTEMPERATURORGEL[1] [2])

Für Untersuchungen über den Temperatursinn von Wassertieren hatte Herr Prof. Dr. F. Krüger die von ihm und Schmeing-Engberding entwickelte Wassertemperaturorgel Herrn Prof. Dr. K. Herter freundlicherweise zur Verfügung gestellt. Herr Prof. Herter beauftragte mich mit der Durchführung der Versuche. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß der Apparat für die von uns geplanten Versuche nicht geeignet war. Einige Änderungen konnten die Mängel nicht beseitigen, so daß ich auf Grund meiner Erfahrungen eine neue Wassertemperaturorgel konstruierte.

Die Schwierigkeit, im Wasser ein kontinuierliches und möglichst konstantes Temperaturgefälle herzustellen und für sinnesphysiologische Untersuchungen an Wassertieren auszunutzen, ließ es zur Entwicklung einer verhältnismäßig großen Anzahl von Wassertemperatur-Wahlapparaten kommen. Indessen befriedigten die meisten Konstruktionen nicht. Im Gegensatz zu der Herterschen Temperaturorgel für Landtiere, mit der Herter und viele andere Autoren Tausende von Untersuchungen machten, hat sich bisher noch keine Wassertemperaturorgel durchgesetzt, mit der mehr als einige wenige Arten untersucht wurden.

Es lassen sich prinzipiell zwei Arten von Temperaturwahlapparaten für Wassertiere unterscheiden: solche mit horizontalem und solche mit vertikalem Temperaturgefälle. Ein horizontales Gefälle benutzten die Autoren Mendelsohn (1895, 1902), Wells (1914), Sayle (1916), Doudoroff (1938), Krüger (1952), Sullivan und Fisher (1953), Schmeing-Engberding (1953). Alle diese Apparate haben schwerwiegende Nachteile: Entweder ist das Temperaturgefälle nicht kontinuierlich, oder es tritt eine starke vertikale Temperaturschichtung auf, oder die Abmessungen der Orgel sind zu klein. Auch sind bei einigen Aufbau und Handhabung kompliziert und die Beobachtung der Tiere schwierig. Rühmekorf (1958) benutzte eine Einrichtung, die keine „Temperaturorgel" im engeren Sinne ist, sondern ein Zweifachwahlapparat: zwei nebeneinanderstehende, flache, durch einen Paß verbundene Becken mit Wasser verschiedener Temperatur. Ein von Winter (1956) konstruierter Apparat stellt einen Übergang zwischen horizontalem und vertikalem Temperaturgefälle dar: Eine um etwa 30° gegen die Waagerechte geneigte Glasröhre, in der das Wasser am unteren Ende gekühlt, am oberen Ende erwärmt wird. Die Isothermen in dem dadurch entstehenden Temperaturgefälle, das übrigens nicht konstant ist, stehen schräg zur Längsachse des Rohres, und der Aufenthalt der Versuchsobjekte ist nicht eindeutig einer bestimmten Temperatur zuzuordnen.

[1]) Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Gerhard Wichler zum 70. Geburtstag in Dankbarkeit gewidmet.

[2]) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Temperaturwahlapparate mit vertikalem Temperaturgefälle wurden für Fische bisher wohl vorwiegend in Nordamerika benutzt von FRY (1947), BRETT (1952), PITT et al. (1956), GARSIDE et al. (1958). Für Wirbellose (Bryozoen, *Argulus*, *Hydra*) verwendeten MARCUS (1926), HERTER (1927), HAASE-EICHLER (1931), KOLLATSCH (1959) kleine Wassersäulen mit vertikalem Temperaturgefälle durch Heizung von oben. Obwohl diese Apparate ein kontinuierliches und oft auch konstantes Temperaturgefälle mit guter Ablesegenauigkeit haben, ist doch ihre Zuverlässigkeit dadurch eingeschränkt, daß mit dem Temperaturgefälle auch ein Gefälle des Sauerstoffes, des Druckes und eventuell des Lichtes verbunden ist. Außerdem sind sie natürlich nicht verwendbar für Tiere, die auf dem Boden oder an der Wasseroberfläche leben.

Alle genannten Nachteile sind bei der vorliegenden neuen Wassertemperaturorgel mit horizontalem Temperaturgefälle vermieden worden. Sie ist einfach im Prinzip, im Aufbau und in der Handhabung und ermöglicht ein leichtes Einsetzen, Beobachten und Herausfangen der Tiere. Das Temperaturgefälle kann beliebig lange aufrechterhalten werden. Die Orgel kann gleichermaßen für Süß- und Salzwasser verwendet werden.

Die neue Temperaturorgel (Abb. 1 bis 3) besteht im Prinzip aus einem Kanal mit quadratischem Wasserquerschnitt, in dessen Längsrichtung ein oder mehrere Heiz- oder Kühlrohre angeordnet sind. An der einen Schmalseite des Beckens fließt Wasser ein, an der anderen Schmalseite tritt es wieder aus . Entlang der einen

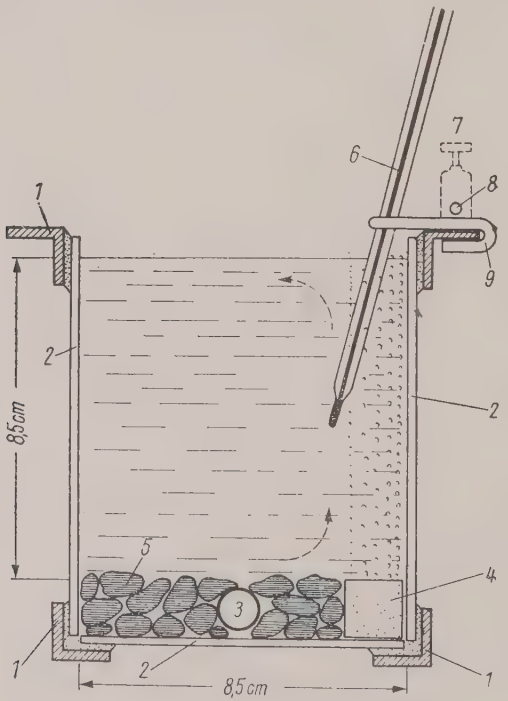


Abb. 1. Querschnitt durch die Wassertemperaturorgel. *1* Rahmen aus Winkeleisen; *2* Glasscheiben; *3* Heizrohr (Querschnitt); *4* Kieselgurausströmer; *5* Grober Kies; *6* Thermometer; *7* Verteiler und Regulierhahn für einen Ausströmer (liegt nicht in der Zeichenebene); *8* Luftleitung (Querschnitt); *9* Thermometerhalter.

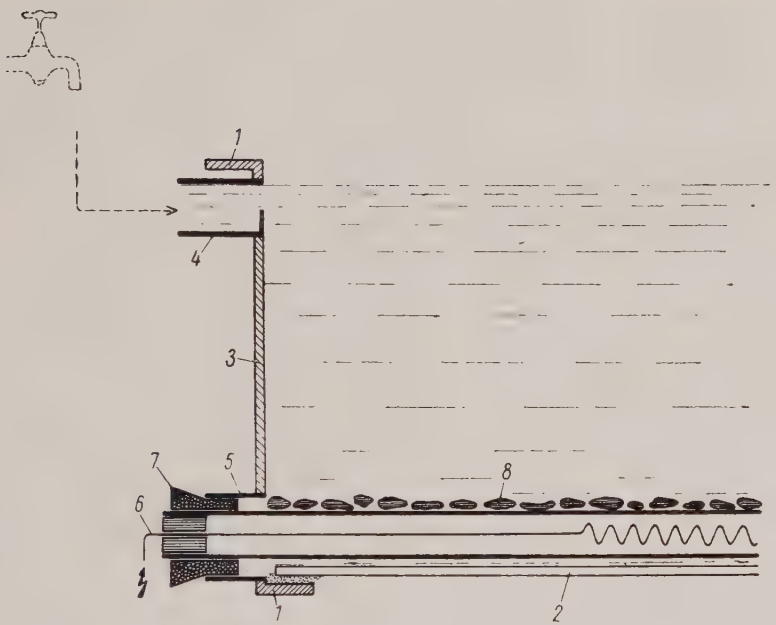


Abb. 2. Medianer Längsschnitt (schematisch) durch das kalte Ende der Wassertemperaturorgel. (Das warme Ende ist prinzipiell gleich gestaltet, die Heizspirale reicht jedoch bis zum Ende des Heizrohres.) *1* Rahmengestell aus Winkeleisen; *2* Glasscheibe (als Orgelboden); *3* Blechplatte (als Schmalseite der Orgel); *4* Rohrstutzen (zum Anschluß an die Wasserleitung); *5* Rohrstutzen (zum Durchtritt des Heizrohres durch die Schmalwand der Orgel); *6* Heizrohr mit Tonröhrchenverschluß, die Heizspirale enthaltend (symbolisiert); *7* Gummipfropfen (mit Bohrung für das Heizrohr); *8* Kiesbelag.

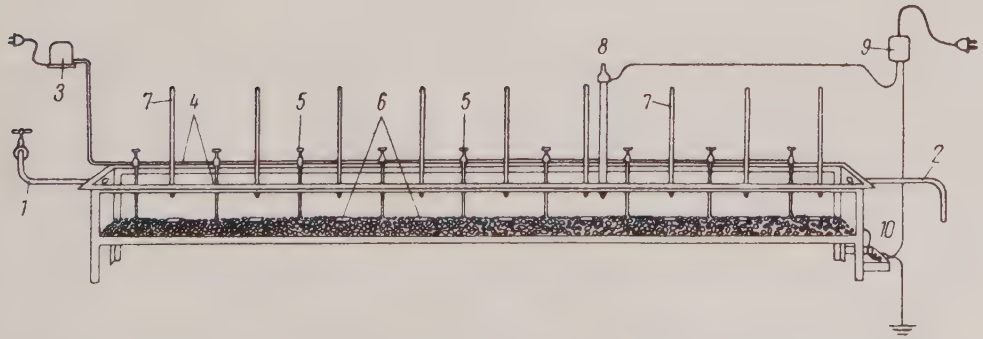


Abb. 3. Gesamtansicht der Wassertemperaturorgel. *1* Wasserzuleitung; *2* Wasserableitung; *3* Luftpumpe; *4* Luftleitungen; *5* Luftverteiler und -regulierer; *6* Luftausströmer; *7* Thermometer (an der Rückwand befestigt); *8* Schaltthermometer (an der Rückwand befestigt); *9* Relais; *10* Anschlußleiste mit Erdung.

Längswand des Beckens sind am Boden Luftausströmer angebracht, die mit einer Luftpumpe verbunden sind. Das am einen Ende der Orgel einfließende Wasser wird auf seinem Wege zum anderen Ende allmählich erwärmt respektive abgekühlt. Dabei wird das Wasser durch die aufsteigende Luft ständig umgewälzt, so daß es sich nicht vertikal schichtet und an allen Stellen des Temperaturgefälles mit Luft gesättigt ist. Das durch den Spiralstrom (Längskomponente: Wassereinstrom, Querkomponente: Lufteinstrom) ermöglichte kontinuierliche horizontale Temperaturgefälle wird mit einer Reihe von Thermometern gemessen, die an einer Längswand der Orgel befestigt sind.

Die hier gebaute Orgel hat im einzelnen folgende Daten: Bei einer Wasser- und Bodenfläche von 98×8,5 cm beträgt die Höhe des Wasserstandes 8,5 cm, der Querschnitt ist also quadratisch. Der Boden und die langen Seitenwände sind aus Glas, die kleinen Seitenwände mit den Bohrungen und Rohrstutzen für den Anschluß der Wasserschläuche und den Durchlaß für das Heizrohr sind Blechplatten, die an den Winkeleisenrahmen geschweißt sind. Das 1,05 m lange kupferne Heizrohr, das 2 mm über der Bodenmitte die Orgel durchzieht, enthält eine 1000-W-Heizspirale. Sie ist an ein Relais angeschlossen, das von einem in der Mitte des Beckens angebrachten Schaltthermometer gesteuert wird. Der Kies, in den das Heizrohr eingebettet ist, verhindert die Berührung der Heizung durch die Tiere, gestattet aber eine hinreichende Wärmeabgabe. Entlang der dem Beobachter abgekehrten Längswand des Beckens sind neun Kieselgurausströmer in den Kies eingebettet, die von einer Aquarienluftpumpe gespeist werden. Die Luftzufuhr ist für jeden Ausströmer einzeln regulierbar. An derselben Wand sind neun Thermometer und das Schaltthermometer so angebracht, daß ihre Quecksilberbehälter in der Mitte zwischen Boden und Wasseroberfläche stehen.

Die horizontale Temperaturdifferenz zwischen den Enden der Orgel ist abhängig von der Temperatur und der Menge des einströmenden Wassers in Verbindung mit dem Heizwert. Kann man über diese drei Faktoren beliebig verfügen (gegebenenfalls unter Verwendung einer Kühleinrichtung für das einströmende Wasser), so lassen sich alle gewünschten (biologisch sinnvollen) Temperaturgefälle einstellen. Drei Beispiele des Temperaturganges sind in Abb. 4 wiedergegeben, die Temperatur des Leitungswassers betrug +15° C. Die vertikale Temperaturdifferenz, die als die Ablesegenauigkeit störender Effekt auftreten kann, ist abhängig von der Größe des Lufteinstromes. Sie kann bei Luftmengen, die für Fische über 2 cm Länge nicht störend wirken, völlig verschwinden.

Die Menge des einfließenden Wassers wird bei unseren Versuchen möglichst gleich gehalten, sie beträgt etwa 360 cm^3 pro Minute, das ergibt bei einem Strömungsquerschnitt von 8,5×8,5 cm eine Strömungsgeschwindigkeit von etwa 5 cm/Minute. Die Strömung in der Längsrichtung der Orgel ist also recht gering, und stellt keinen störenden Faktor dar. Der durch die ausströmende Luft bewirkte Rotationsstrom (bei völliger Verhinderung einer vertikalen Temperaturdifferenz) ist stärker. Beobachtungen ergaben normales, anstrengungsfreies Schwimmen bei Fischen über 2 cm Länge, die großen, schlecht schwimmenden *Dytiscus*-Larven aber konnten sich nicht halten; gute Ergebnisse lieferten Versuche mit dem auf der Wasseroberfläche lebenden Taumelkäfer *Gyrinus natator*.

Bei der Erprobung des wirkungsvollsten Umwälzsystems zeigte es sich, daß die feinsten Luftblasen die größte Wirkung haben und bei gleicher Luftzufuhr die größere Anzahl von Ausströmern. Die Wasserumwälzung auf andere Weise zu erzielen, z. B. nach dem Lufthebersystem der Aquarienfilter, erwies sich als ungünstig. Untersuchungen des Sauerstoffgehaltes in verschiedenen Temperatur-

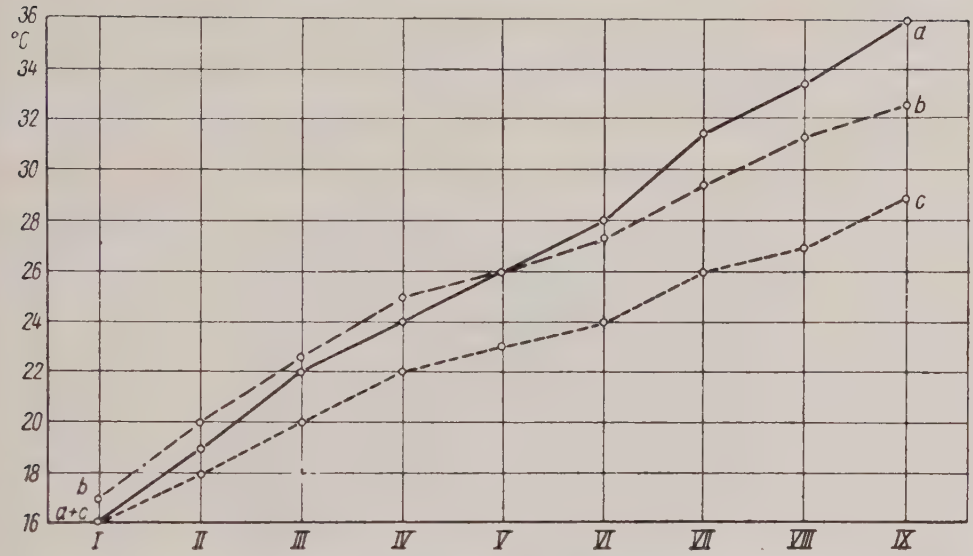


Abb. 4. Darstellung des Temperaturverlaufes in der Wassertemperaturorgel, abgelesen an den Thermometern I bis IX. Drei zufällige Beispiele, nicht idealisiert. Die Temperatur schwankt ± 0,5° durch die Heizperioden. Die Temperatur des einströmenden Wassers betrug +15° C, die Menge etwa 360 cm³/Minute.

stufen zeigten einen Anstieg von etwa 6% vom kalten zum warmen Ende der Orgel. Die Mittelwerte waren bei +13° C: 5,29 cm³ O_2/l (760 mm Hg; 0°), bei 26° C: 5,62.

Prinzipiell ist eine Vergrößerung der Wassertemperaturorgel über die hier angegebenen Maße hinaus möglich. Für die Untersuchung von Bodentieren wird man vorteilhaft die Heizung oder Kühlung nicht im Boden, sondern hoch genug über dem Boden an einer Längsseite anbringen.[1])

Die mit dieser neuen Wassertemperaturorgel durchgeführten Untersuchungen werden an anderer Stelle mitgeteilt werden.

Zusammenfassung

Es wird eine neue Wassertemperaturorgel mit horizontalem Temperaturgefälle beschrieben, deren Prinzip, Bau und Handhabung einfach sind und in der keine vertikalen Temperaturdifferenzen auftreten. Sie ist für größere Tiere, als bisher in den Apparaten mit kontinuierlichem, horizontalem Gefälle untersucht werden konnten, verwendbar und auch für Tiere, die auf dem Boden oder an der Wasseroberfläche leben.

[1]) Eine vom Verf. gerade an der Biologischen Anstalt Helgoland nach dem gleichen Prinzip gebaute Meerwassertemperaturorgel aus korrosionsfreiem Kunststoff (Trovidur) hat bei einem Wasserquerschnitt von 25×25 cm eine Länge von 3 m. Sie enthält an einer Längswand neben 30 Luftausströmern 15 Glaskühlrohre, die an eine Kältemaschine von 550 kcal/h angeschlossen sind. In einer Vorkammer wird das aus der Institutsleitung kommende Meerwasser auf die gewünschte Ausgangstemperatur aufgeheizt. Bei einem Wasserdurchfluß von 38 l/h läßt sich ein schichtungsfreies, maximales Gefälle von 10° C herstellen, das in einen beliebigen Temperaturbereich gelegt werden kann, z. B. von 0 bis 10°, oder von 10 bis 20° C.

Literatur

Brett, J. R., 1952: Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Board. Can. **9** (6), 265—323.

Doudoroff, P., 1938: Reactions of marinie fishes to temperature gradients. Biol. Bull. **75**, 494—509.

Fry, F. E. J., 1947: Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. No. **55** (Publ. Ontario Fish. Res. Lab. No. 68), 1—62.

Garside, E. T., and Tait, J. S., 1958: Preferred temperature of rainbow trout (*Salmo Gairdneri* Richardson) and its unusual relationship to acclimation temperature. Canad. J. Zool. **36**, 563—567.

Haase-Eichler, R., 1931: Beiträge zur Reizphysiologie von Hydra. Zool. Jb. Allgem. Zool. **50**, 265—312.

Herter, K., 1927: Reizphysiologische Untersuchungen an der Karpfenlaus (*Argulus foliaceus* L.). Z. vergl. Physiol. **5**, 283—370.

Kollatsch, 1959: Untersuchungen über die Biologie und Ökologie der Karpfenlaus. Zool. Beitr. N. F. (im Druck).

Krüger, F., 1952: Zwei neue Temperaturorgeln. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. in Wilhelmshaven 1951, S. 263.

Marcus, E., 1926: Versuche an lebenden Süßwasserbryozoen. Zool. Jb. Syst. **52**, 279—350.

Mendelsohn, M., 1895: Über den Thermotropismus einzelliger Organismen. Arch. ges. Physiol. **60**, 1—27.

— 1902: Recherches sur la thermotaxie des organismes unicellulaires. J. physiol. et pathol. gèn. **4**, 393—410.

Pitt, T. K., Garside, E. T., and Hepburn, R. L., 1956: Temperature selection of the carp (*Cyprinus carpio* L.). Can. J. Zool. **34**, 555—557.

Rühmekorf, E., 1958: Beiträge zur Ökologie Mitteleuropäischer Salientia. II. Temperaturwahl der Larven. Z. Morph. Ökol. Tiere **47**, 20—36.

Sayle, M. H., 1916: The reaction of *Necturus* to stimuli received trough the skin. J. Anim. Behav. **6**, 81—102.

Schmeing-Engberding, F., 1953: Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung. Z. Fisch. u. Hilfswiss. N. F. **II** (1/2), 125—155.

Sullivan, C. M., and Fisher, K. C., 1953: Seasonal fluctuations in the selected temperature of speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchell). J. Fish. Res. Board Can. **10** (4), 187—195.

Wells, M. M., 1914: Resistance and reactions of fishes to temperature. Trans. Illinois State Acad. Sci. **7**, 48—59.

Winter, H. M., 1956: Die Rolle des Wärmefaktors im Tierreich und ein neues Hilfsgerät zu seiner Messung. Wiss. Ann. **5**, 202—210.

Dr. Manfred Zahn
Helgoland
Biologische Anstalt

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	461—462

Reinhard Demoll

REINHARD DEMOLL ZUM GEDÄCHTNIS

Am 25. Mai 1960 ist nach kurzer schwerer Krankheit Geheimrat Prof. Dr. rer. nat., Dr. med. vet. h. c , Dr.-Ing. h. c., Dr. med. h. c. REINHARD DEMOLL gestorben. Von wenigen Tagen vor seinem Tode abgesehen, waren „unserem" Geheimrat seine 78 Jahre kaum anzumerken. Charmant, geistig rege, interessiert an allen wissenschaftlichen Problemen war er bis in seine allerletzten Tage hinein.

REINHARD DEMOLL, 1882 in Kenzingen/Baden geboren, besuchte die Schule in Konstanz und studierte Humanmedizin und Zoologie an der Universität Freiburg/Br. Nach seiner Promotion im Jahre 1907 bei Prof. Dr. WEISMANN wurde DEMOLL Assistent am Zoologischen Institut der Universität Gießen bei Prof. Dr. SPENGEL und habilitierte sich dort 1908. Als Ordinarius für Forstzoologie wurde der entomologisch so sehr interessierte DEMOLL im Jahre 1914 an die

Technische Hochschule Karlsruhe berufen. Von hier aus führte ihn der Weg 1918 nach München, wo der Lehrstuhl für Zoologie und Fischkunde durch den plötzlich erfolgten Tod von Prof. Dr. Hofer einige Jahre unbesetzt war. Demoll wurde Vorstand des Zoologischen Institutes der Tierärztlichen Fakultät und der Bayerischen Biologischen Versuchsanstalt sowie der Teichwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Wielenbach. Auf seine Initiative hin wurde im Jahre 1920 in Langenargen am Bodensee das Institut für Seenforschung und Seenbewirtschaftung gegründet, dessen wissenschaftliche Leitung Demoll viele Jahre innehatte.

Wie fruchtbar die Münchner Jahrzehnte waren, zeigen Demolls über 100 wissenschaftliche Veröffentlichungen in Zeitschriften, Buchreihen und Büchern, in denen neben Abhandlungen über Sinnesphysiologie, Atmung, Flug der Vögel und Insekten, besonders fischereibiologische, teichwirtschaftliche und hydrobiologische Probleme behandelt wurden.

Demolls Arbeiten über die Teichdüngung haben wesentlich dazu beigetragen, die Teichwirtschaft in der heutigen Form zu intensivieren. Seine Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit verschiedener Karpfenrassen, über neue Wege der Karpfenzucht, über Zucht und Leistung der Rassekarpfen haben die biologischen, modernen Grundlagen für die heutige Form der Karpfenzucht geliefert. Demolls Untersuchungen über die Praxis der Aufzucht von Forellenbesatzmaterial und über teichwirtschaftliche Fragen bei der Forellenzucht haben wesentlich dazu beigetragen, die Salmonidenzucht in Teichen zu fördern. Seine Untersuchungen über den Stoffwechsel von Süßwasserfischen und über die Beziehungen zwischen dem Gesundheitszustand des Fisches und seinem Parasitenbefall zeigen die großen biologischen Zusammenhänge auf, an deren Beleuchtung Demoll so sehr gelegen war.

Von der Teichwirtschaft war der Weg zum Abwasserfischteichverfahren nicht weit. Von hier aus fand Demoll frühzeitig den Weg zur biologischen Wasserwirtschaft und zur Abwasserbiologie. Arbeiten über die Reinigung von Abwässern in Fischteichen, über die Verunreinigung der Saale, über die biologischen Grenzen der landwirtschaftlichen Verwertung städtischer Abwässer kennzeichnen den Weg, welchen Demoll einschlug. Die Bedeutung der Biologie in der Wasserwirtschaft, die biologischen Folgen eines gestörten Wasserhaushaltes, Untersuchungen über Abwasserlast und Abwasserlastenplan führten ihn schließlich dazu, sein für die breite Öffentlichkeit bestimmtes Buch zu schreiben „Bändigt den Menschen — Gegen die Natur oder mit ihr?“

In dem Handbuch der Binnenfischerei, das er ursprünglich mit Maier zusammen, nach dessen Tode allein herausgab, sind die wichtigsten Erkenntnisse zusammengefaßt, an deren Lösung Demoll in der teichwirtschaftlichen Praxis einen großen Anteil hatte.

H. Liebmann

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	463—480

H. B. L. PUBLICATION = COPIES FOR DISTRIBUTION

Vernon E. Brock[1])

Fishery Research Biologist
U. S. Bureau of Commercial Fisheries Honolulu, Hawaii

THE INTRODUCTION OF AQUATIC ANIMALS INTO HAWAIIAN WATERS

Contents

1. Introduction 463
2. Reasons for the Introduction of Aquatic Animals 463
3. Description of the Hawaiian Aquatic Habitats 464
4. Nature of the Endemic Hawaiian Aquatic Fauna 465
5. Introduced Species 466
a) List of Established Introduced Species 467
b) Supplemental List 1. Species That May Be Established 472
c) Supplemental List 2. Introduced Species Which Probably did not Survive . . . 475
6. Discussion 477
7. Literature Cited 480

1. INTRODUCTION

The Hawaiian Islands, an isolated oceanic archipelago, have long been of interest to ecologists. The history of the group, since its discovery by Europeans and before, has been a history of successive invasions by new plants and animals and peoples. These invasions were superimposed on an indigenous flora and fauna and rapidly and irreversably altered it. The process of alteration has not been really understood or described. The present account of Hawaiian aquatic introductions is not an analysis of ecological alterations of the fauna of Hawaiian waters. It is rather an attempt to simply record such introductions and additions that have occurred insofar as available documentation permits and to describe, in general, the Hawaiian environment. Many of the less conspicuous aquatic invertebrates which have been fortuitously introduced are not listed. Like insect immigrants, they will quietly continue to establish themselves. Their recognition as immigrants often depends on their ultimate collection and proper identification.

2. REASONS FOR THE INTRODUCTION OF AQUATIC ANIMALS

While the introduction of some of the exotic aquarium fishes, such as *Limia vittata* may well be fortuitous, the majority of the aquatic animals listed here, 54 out of a total of 61, were deliberately introduced. Some of the remaining species may also have been purposefully released, but their establishment is considered fortuitous in the absence of any record.

[1]) Published by permission of Director, Bureau of Commercial Fisheries.

The motives for making purposeful releases of aquatic animals are, of course, various, but can be conveniently grouped under the following categories: (1) Pest Control. The general establishment of mosquito fish and the stocking of some species of *Tilapia* in weed-filled irrigation systems were for this purpose. (2) Recreational and subsistence fishing. The introduction of game fish and *Tilapia*, too, were motivated by a desire to improve Hawaiian waters for such fishing. (3) Increased yield from fisheries. Many of the introductions made, were, of course, motivated by this hope. Some, such as the introductions of oysters and clams, bait fish species, and some species of reef fishes, were done largely for this reason. (4) The addition of familiar or ornamental fishes to the fauna. Perhaps many of the unrecorded introductions are of this kind.

This paper constitutes an expansion of my paper of 1952 (BROCK 1952). Much of the additional data regarding introductions since that date are from the records of the Hawaiian Division of Fish and Game.

3. DESCRIPTION OF THE HAWAIIAN AQUATIC HABITATS

The Hawaiian archipelago reaches, in a shallow crescent, 2,575 kilometers across the Pacific basin, between latitude 18°55′ N. and longitude 154°50′ W. to latitude 28°25′ N. and longitude 178°25′ W. This group of islands is ordinarily divided into two parts: the leeward or Low Islands, and the windward or High Islands. The eight High Islands have a total area of 16,667 square kilometers. The area of the ten Low Islands is about 16 square kilometers, but with shoal water areas (depths less than 200 meters) exceeding those of the High Islands.

This arc of islands, trending from Hawaii northwesterly to Kure, arise abruptly from the sea floor as an enormous dike of basaltic lava. The Leeward Islands are greatly eroded and are mantled by coral reefs. The Windward Islands are mountainous peaks 900 to 4,000 meters high and have narrow coral reefs or merely a thin cover of coral on the upper margin of steep submerged slopes.

The lavas of these islands are of various ages and have been, through differences in age and amounts of rain, subject to weathering and erosion in varying degrees. Those areas of most recent lava flows lack any permanent streams, as, for example, the Kona and Kau coasts of Hawaii, which are some 320 km. in length and fall along the base of Mauna Kea, Hualalai, and Mauna Loa. The new lavas of these areas are so porous that rain percolates through, forming a freshwater lens which seeps back into the sea along the shoreline. The windward sides of all the larger islands have streams, but only Kauai and Oahu have permanent streams on the leeward sides. In general, the windward streams tend to enter the sea abruptly with little or no brackish water areas at the mouth, while the leeward streams usually end in an estuary. The Hawaiian streams are subject to heavy freshets and are commonly torrential in their upper portions. Rainfall is occasionally very heavy, exceeding 50 cm. in 24 hours. This results in scouring of the stream beds.

Water temperatures in the streams are cool, considering the latitude of the islands. The important reasons for this are the rapid rate of drop in the streams from the headwaters to the sea and the shade afforded by dense vegetation overhanging the course of the streams. In general, air temperatures fall about 1° C. for each 165 meters of elevation and the water temperatures of a stream, by reason of flow from higher to lower elevations, tend to reflect temperatures for the higher elevations. The lower portions of a stream may range from 20° to 25° C., usually closer to 20° C. Streams in the Kokee area of Kauai, which sustain

a breeding rainbow trout population, have temperature ranges between 10° C. to 18° C. depending upon season and degree of shade over the stream. This area is about 900 to 1,200 meters in elevation.

In addition to stream habitats, the irrigation systems, especially of the sugar plantations, supply an important habitat for aquatic animals. In general, the water in the irrigation systems is stored in reservoirs and distributed to the sugar cane fields by ditches or pipes. It is obtained, for the most part, by stream diversions, occasionally from wells. Water temperatures are usually somewhat higher in irrigation systems than in streams by reason of periods of storage in open sun. The reservoirs constitute the bulk of the pond fish habitat available.

Some estuarine habitat is present at the mouths of some streams and in harbors such as Pearl Harbor, Honolulu Harbor, Port Allen, and Hilo.

The Hawaiian marine habitats can be conveniently grouped into three categories: (1) sublittoral or reef, (2) pelagic and (3) benthic. These categories have been characterized in some detail by Gosline and Brock (1960). The introduced species, where purely marine, have been, with one exception, species of the sublittoral region. This region may be defined as that between the surf line and a depth of 50 meters. It includes some coral reefs, rocky and sandy areas, and admixtures of these. The water is clear and the fish fauna of the sort associated with coral reefs. Water temperature, where not locally modified by cooler fresh water escaping into the sea, has a seasonal range from 23° C. to 26° C.

The pelagic region is that of the open sea, and the benthic the sea floor between 50 and 250 meters.

These categories are admittedly artificial to a degree, but do contain distinctive assemblages of species.

4. NATURE OF THE ENDEMIC HAWAIIAN AQUATIC FAUNA

The Hawaiian archipelago constitutes one of the most isolated island archipelagos in the world. The nearest island is Johnston Island, which lies some 1390 kilometers to the southwest and is itself quite isolated. Beginning at approximately 1760 kilometers due south are the Line Islands. The nearest continental land mass is that of North America, which is some 3890 kilometers to the northeast. However, the Hawaiian fauna is clearly of Indo-Pacific origin. Considering the pattern of ocean currents, the origin of the fauna may be primarily from the coasts of tropical Asia which are bathed by the Kuroshio Current System. (Gosline and Brock, 1960.) During the winter months the island chain is usually surrounded by western Pacific water, part of a great eddy of which the Kuroshio constitutes the western and northern boundaries. Because of distance many of the species found in the western Pacific have not apparently been able to reach Hawaii. In some respects the effect of distance on the ability of various species of fishes to reach new areas may be akin to a filter. Those species whose life history patterns permit some sojourn in a pelagic environment have an innate advantage and can thereby traverse reaches of open ocean denied to other species not adaptable at any stage of their life history to the pelagic environment. Because of this, or possibly because of other reasons, the Hawaiian fauna, while clearly derived from the fauna of the western tropical Pacific, is lacking in a number of important elements of that fauna. It is, in a sense, an incomplete fauna, insofar as the inshore and freshwater species are concerned.

The character of the differences between the Hawaiian freshwater and marine fish fauna and that of other portions of the Indo-Pacific faunal region can be illustrated by an examination of the species composition of some groups of inshore and freshwater fishes. For the inshore fishes, the catalogue of FOWLER (1938) of the fishes of Eastern Oceania which included, besides the Hawaiian Islands, the Society Islands, the Marquesas Islands, and the Line Islands, is of interest. Among the sea basses or groupers, genera *Cephalapholis* and *Serranus* (= *Epinephelus*), Hawaii is credited with five species by FOWLER (of which only two really occur there, *Epinephelus quernus* Seale and *E. tauvina* [FORSKAL]), while the remainder of Eastern Oceania has some 22 species belonging to these two genera. For the important genera of tropical snappers *Lutjanus* and *Letherinus*, FOWLER lists 16 species for Eastern Oceania exclusive of Hawaii, which has none. *Lutjanus* is, of course, found not only in the Indo-Pacific faunal region, but in the tropical Atlantic. Hawaii has only two species of sardine-like fishes while the remaining island groups of Eastern Oceania have eight.

If other genera or families of marine inshore fishes are considered, the Hawaiian fauna does not seem so depauperate. FOWLER lists 27 butterfly fishes (Family Chaetodontidae) for Hawaii and 29 for the remainder of Eastern Oceania; 21 surgeon fishes (Family Acanthuridae) for Hawaii and 26 for the remaining area. While, as indicated for the sea basses, these lists may not be exact, they do illustrate that Indo-Pacific fish genera tend to be either incompletely represented in Hawai, if not absent, or to be represented rather well.

A consideration of the life history of a representative of one of the families with a large number of Hawaiian species may be illuminating in this context. The Hawaiian manini (*Acanthurus triostegus sandvichensis*) has a pelagic larval stage persisting for 2½ months (RANDALL, 1956) and in general this situation seems to be true for other acanthurids. The chaetodontids, mullids, and priacanthids, among others, also seem to pass through a pelagic stage early in their life history. Perhaps this feature can be considered as a dispersal mechanism, making it possible for such fishes to survive in the pelagic environment long enough to reach isolated islands.

There are no primary freshwater Hawaiian fishes. The endemic species are gobies which live entirely in fresh water as adults, or euryhaline species, such as *Kuhlia* or *Mugil*. The life history pattern of one of these gobies, *Chonophorus stamineus* (EYDOUX and SOULEYET), has been studied and is of interest in considering how it became a part of the Hawaiian fauna. The adults, which live high in mountain streams, migrate seaward during the period from mid-summer through early fall to spawn. The migration ordinarily coincides with a modest freshet which fills the stream. At the last rapids above the sea, the fish attach their eggs to boulders in the rush of the current. After hatching, the larval gobies are flushed downstream into the sea, where they spend some 6 months before returning to the streams. The larvae, migrating back from salt water, often enter the streams in large numbers. Here again, the period of larval existence in the sea may also be considered as a dispersal mechanism.

5. INTRODUCED SPECIES

The lack of primary freshwater fishes and the relatively depauperate situation obtaining for some large genera of inshore marine fishes may suggest the possibility of favorable environmental niches for some species not naturally found in Hawaii. While not examined by me, a parallel situation for the inshore and freshwater

invertebrates may be anticipated. Some of the introductions were motivated by an appreciation of this situation. (See part 3 of table 1.)

The following list of introduced aquatic animals is incomplete. There has been no attempt to catalogue the fortuitous introductions of smaller invertebrates. Exotic aquarium fishes are imported in substantial numbers and in all likelihood some of these fish have become established, but their establishment has not yet been recognized and recorded.

a) *List of Established Introduced Species*

Mollusks:

1. *Venerupis philippinarum* (Adam and Reeve)

Common name: Japanese clam.

First recorded introduction in 1920 of some 10 barrels. The clams were brought from Japan and planted in Pearl Harbor, Kaneohe and Waialae Bay on Oahu. However, this species was reported to have been established on Molokai before 1920. It is presently well established on Oahu, Molokai and Hawaii, and possibly on Maui and Kauai.

2. *Cytherea meretrix* Linnaeus

Common name: Japanese clam.

The first shipment consisting of some 10 gallons of clams was brought in from Japan in 1926. These were planted in Kaneohe Bay and off Kalihi, Oahu. In 1939 a second shipment of 20,000 small seed clams was received from Japan and planted in Kaneohe Bay and Mokapu, Oahu. This species is well established on Oaha and possibly on other islands also.

3. *Crassostrea virginica* (Gmelin)

Common name: Eastern or Chesapeake oyster.

The valuable oyster of eastern North America was first reported to have been imported in 1871; however, the importation was apparently not successful. A shipment of 300 was brought in from San Francisco in 1883 and planted off Kalihi, Oahu. This planting also failed to establish this species. In 1893, 1,000 were brought in from San Francisco and 38,614 in 1895. Both of these shipments were planted at Manana, Ewa, in Pearl Harbor on Oahuand resulted in establishing the species in Pearl Harbor. While there were subsequent shipments they did not apparently contribute to its establishment in Hawaii. In recent years oysters taken from Pearl Harbor have been planted at localities on Kauai, Molokai, Maui, and Hawaii. Although there has been some evidence of successful spawning through the appearance of spat, these plantings are too recent to afford a basis for judging their success.

Crustacea:

4. *Procambarus clarkii* (Girard)

Common name: Crayfish.

The occurrence of this species in Hawaii is the result of erroneous identification. Another crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), was reported as being introduced from California in 1923 and again in 1927. In 1937 and 1939 a total of 3,225 crayfish were distributed to various localities on Hawai and Kauai. The crayfish were taken from a taro patch at Ahumanu, Oahu, where they had been earlier established.

The species introduced at Ahumanu was reported to be *Pacifastacus nigrescens* (STIMPSON). However, the only species of crayfish currently found in Hawaii is the Louisiana crayfish, *Procambarus clarkii*. So far as the records show crayfish were brought in from either California or possibly Oregon, and it is likely that the introduced *Procambarus* was collected rather than the native *Astacus*. Presently the Louisiana crayfish is abundant on all the major islands and is considered a pest in taro patches from its habit of burrowing through dikes allowing the escape of water used to irrigate the taro.

5. *Scylla serrata* (FORSKAL)

Common name: Samoan Crab.

This large crab has a wide distribution from Africa and India through tropical Asia and Polynesia. The normal habitat is saltwater swamps and mangrove areas. Beginning in 1926 a few crabs were brought in each year from Samoa until by 1935, the last year of any introductions, a total of 98 crabs had been released in Hawaiian waters. The largest number brought in during a single year was 23 (introduced in 1932) and aside from the introductions during 1932, which was on the Hilo coast of Hawaiii, all the introductions were at various localities on the island of Oahu. Today this crab is common in the waters of all the major islands of Hawaii. It is valued as food and brings a good price in the local markets.

Fish:

6. *Harengula vittata* (CUVIER & VALENCIENNES)

Common name: Marquesan sardine.

The Marquesan sardine is the first species of a purely marine fish established in Hawaiian waters by transplantation. An account of the introduction of this species is given by MURPHY (1960). The initial introduction from the Marquesas Islands was made in December of 1955 when some 7,500 fish were released off Barbers Point, Oahu. There was a single introduction of 7,900 fish in the fall of 1956 and two large lots of 24,000 and 32,000 in March and December of 1957. A large introduction of 56,000 was made in February of 1958, followed by two smaller plantings of 9,400 and 3,000 in May and June. The last planting of 4,000 was made in March of 1959. All releases of this species were made at various localities around the island of Oahu.

Although as early as the fall of 1956 recoveries of small numbers of Marquesan sardines were made, beginning in the late summer of 1958, some of the fish recovered were too small in size to be derived from any of the original introductions. Additionally, up to this time, all recoveries were from Oahu; many of these later recoveries of small fish were from Kauai, Maui and Hawaii. The large plantings made in 1957 and early in 1958 may have provided a sufficient stock of fish to establish the species. The recoveries which could be attributed to the small plantings of 1955 and 1956 were few and of such a size to suggest that they were all a portion of the original releases.

7. *Dorosoma petenense* (GUNTHER)

Common name: Threadfin shad.

The threadfin shad was first introduced in 1958. A small stock secured from the Chino Fish Station of the California Department of Fish and Game was flown to Hawaii and released in a hatchery pond at Nuuanu, Oahu. Subsequently some

53 of these fish were released in the quarry pond on the campus of the University of Hawaii.

Following this introduction, a large number of fish were brought to Hawaii from the Puddingstone Reservoir near Chino, California; however, these fish were used in sea tests of this species as livebait for tuna fishing. Another large introduction of some 3,000 fish was again made in August, 1959, from Puddingstone Reservoir and these fish were released in various localities on Kauai, Oahu, and Maui.

8. *Salmo gairdneri* Richardson

Common name: Rainbow trout.

This species has been repeatedly introduced to all islands. From 1920 to 1959 about 270,000 trout fry, hatched from eyed eggs brought in from California, Oregon and Washington, have been released in various island streams. While a permanent breeding population of rainbow trout occurs in the streams of the Kokee area of Kauai, the needs of the sport fisheries cannot be met by the reproductive rate of the Kokee fish, and it is therefore supplemented by stocking from imported eggs.

9. *Cyprinus carpio* Linnaeus

Common name: Carp

The carp was introduced prior to 1900 and is found today on all major islands, generally in impoundments.

10. *Carassius auratus* (Linnaeus)

Common name: Goldfish

This species was established here before 1900 and occurs on all major islands. There has doubtless been many reintroductions.

11. *Barbus semifasciolatus* Gunther

Common name: Half-banded barb

This species is an exotic aquarium fish which was released in Nuuanu Reservoir 3 on Oahu. It can be considered as established in Hawaii, but its establishment is precarious as the drainage of the reservoir would probably remove it from the Hawaiian fauna.

12. *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor)

Common name: Dojo

The dojo was established on Kauai, Oahu and Maui before 1900. It is found in many localities on those islands; its use as bait for fishing being apparently instrumental in its spread.

13. *Clarias fuscus* (Lacepede)

Common name: Oopu kui

The Asiatic catfish was established in the waters of Kauai, Oahu, and Maui prior to 1900. It is a common fish.

14. *Gambusia affinis* (Baird and Girard)

Common name: Mosquito fish

This, and several other species, were brought to Hawaii from Seabrook, Texas, in 1905 for mosquito control. An account is given of the introduction of *G. affinis*,

Mollienesia latipinna and *Fundulus grandis* by VAN DINE (1907). The initial stocking was at Moanalua, Oahu, and young fish from this locality were subsequently introduced into the fresh waters of all the islands. This species is most abundant in the lower portions of streams, while *Lebistes reticulatus* is abundant in the middle reaches.

15. *Mollienesia latipinna* LE SUEUR

Common name: Sailfin

The sailfin was introduced in 1905 from Seabrook, Texas, and established initially at Moanalua, Oahu. A second introduction was made in 1940 to the Nuuanu Reservoir on Oahu; this stock was largely of the black cultivated variety. In 1950, 21 pounds of sailfins were taken from Kapalama Canal, Oahu, to Port Allen and Nawiliwili, Kauai, but apparently did not survive. The Seabrook, Texas, stock is well established in brackish water areas of Oahu and Molokai.

16. *Limia vittata* (GUICHENOT)

Common name: Top minnow

Limia vittata is found in the streams flowing through Honolulu which include Moanalua, Kapalama Canal, Nuuanu, and Manoa streams. It is found in the lower portions of the streams and in salt water. The origin and date of introduction are not known.

17. *Lebistes reticulatus* (PETERS)

Common name: Guppy

The guppy was introduced in 1922 and established in streams flowing through Honolulu and into Kaneohe Bay as well as some others on the windward side of Oahu.

18. *Xiphophorus maculatus* GUNTHER

Common name: Moonfish

This species was introduced in 1922 on Oahu and again in 1940 in the Nuuanu Reservoir, Oahu. The species has been taken in some irrigation reservoirs on Maui; the date and manner of introduction of the fish there are not known.

19. *Xiphophorus hellerii* HECKEL

Common name: Swordtail

First introduced into the streams around Honolulu and Kaneohe Bay, Oahu, in 1922. Nuuanu Reservoir was stocked in 1940 and many of the leeward streams on Kauai were stocked, but with, in some instances, the red hybrid swordtail type. The dates of these plants are not known.

20. *Micropterus salmoides* (LACEPEDE)

Common name: Largemouth bass

Largemouth bass were first brought to Hawaii in 1897 from California. Only 21 fish survived the trip to Hilo, where they were released in the Wailuku River which flows through that city. This species does not occur today in the Wailuku River, but is well established in the Waiakea mill pond in Hilo, which is spring fed, and in the large stream flowing from it. A shipment from California to Oahu

in 1908 was released in the Wahiawa reservoir which established the species there. In 1911 some 300 largemouth bass were brought to Kauai from California and released in Waiuli reservoir and Koloko reservoir. The species is well established today on all major islands.

21. *Micropterus dolomieu* Lacepede

Common name: Smallmouth bass

Seventy-four smallmouth bass were initially brought from Elk Grove Hatchery in California to Oahu in 1953. For a time these fish were at the Fish and Game Laboratory in Honolulu, and subsequently the survivors were released in a lily pond near the Nuuanu Reservoir where they spawned. Some of the original stock, together with offspring, were released in Nuuanu Reservoir and by 1956 were well established there. In May of that year a shipment of 1200 small fish were received from the Elk Grove Hatchery of the California Department of Fish and Game. Beginning in 1956 smallmouth bass were planted in both forks of the Waialua River on Kauai, in Kaukonahua Stream above Wahiawa Reservoir on Oahu and, by 1958, in Puakea Reservoir on Hawaii. The bulk of the stock for these plants came from Nuuanu Reservoir with some additions from the large 1956 shipment. The species is established on Kauai and Oahu and possibly on Hawaii.

22. *Lepomis macrochirus* Rafinesque

Common name: Bluegill

Fourteen fish were brought from California in 1946 and established in a private lily pond near Kaneohe Bay, Oahu. The bluegills reproduced in this pond and young were thereafter stocked in suitable places on all major islands. This species is well established in the Hawaiian Islands.

23. *Cichlasoma meeki* (Brind)

Common name: Firemouth

Established in Nuuanu Reservoir by a release in 1940. Reported to occur also in a drainage canal in the McCully district of Honolulu.

24. *Astronotus ocellatus* (Agassiz)

Common name: Oscar

A small stock of this species was obtained from the Steinhart Aquarium in San Francisco and was successfully bred in tanks at the Fish and Game Laboratory. Sixty-four young, a portion of a brood, were released in Nuuanu Reservoir 2. Subsequently young fish, offspring of some of the 64 originally introduced, were taken from this reservoir and stocked in Wahiawa Reservoir on Oahu and Waialua Reservoir on Kauai. These last plants are too recent (1958) to judge their success.

25. *Tilapia mossambica* (Peters)

Common name: Tilapia

In 1951 some 60 small *Tilapia* were sent to Honolulu from Singapore. Of the original shipment, all but 14 subsequently became diseased and died. The 14 survivors bred in the laboratory tanks of the Fish and Game Division and the resultant offspring were used for stocking purposes. This species has been useful for four purposes in Hawaii: (1) as live bait for tuna fishing; (2) as a means of controlling

certain aquatic plants in irrigation systems; (3) as a food fish — modest quantities are sold in local markets; and (4) for sport fishing — tilapia provides good fishing especially for youngsters. It is well established on all of the major Hawaiian Islands.

26. *Tilapia macrochir* (BOULENGER)

Common name: Tilapia

Tilapia macrochir was first introduced in 1957, from Leopoldville, Belgian Congo, bya shipment of 52 fish 4 to 5 centimeters in length. Beginning in 1958 this species was stocked out, using offspring obtained from the original stock in the Fish and Game Laboratory tanks, in Wahiawa Reservoir. Additional plantings were made in Wahiawa Reservoir in 1959 until a total of 1,279 fish, 5 to 8 centimeters long, were released. During 1959, 150 fish were also released on Maui.

27. *Tilapia zillii* GERVAIS

Common name: Tilapia

A shipment of *T. zillii*, numbering 19 fish, was received from Antigua, B. E. I. in 1955. These fish were held and bred in the Fish and Game Laboratory tanks until 1957 when 1,500 fish were released in plantation reservoirs on Maui. Plantings were made in 1958 and 1959 in reservoirs on Hawaii and Oahu. *Tilapia zillii*, where stocked in a weed-filled reservoir, has done, in some instances, a remarkable job of removing aquatic vegetation. Often where some domestic use is made of the water, chemical methods of control are not practical and in any case these methods must be continuous.

28. *Tilapia melanopleura* DUMERIL

Common name: Tilapia

Tilapia melanopleura was obtained from Leopoldville, Belgian Congo, in 1956 in a single shipment of 50 fish. After breeding fish in the Fish and Game Laboratory tanks, releases of young were made on Kauai in 1957 and 1958. A total of 1,673 fish were released in a drainage canal and reservoir at Kekaha, Kauai. These introductions were made for the purpose of controlling aquatic vegetation too coarse for *T. mossambica*.

29. *Ophiocephalus striatus* BLOCH

Common name: Snakehead

The snakehead is another species of oriental origin that was established on Oahu prior to 1900. It is not uncommon.

30. *Fluta alba* (ZUIEW)

Common name: Ricefield eel

The ricefield eel was established on Oahu before 1900. It is common but secretive, and is occasionally dug out of old taro fields alive long after the field has been drained.

b) *Supplemental List 1*, *Species That May Be Established*

Many of the species listed here can be taken or seen in a wild state; however, their introduction is recent and there is no clear-cut evidence of successful repro-

duction and the ocurrence of young. It is likely that some of the species in this list will become established and others will not.
Mollusks:

1. *Haliotis cracherodii* Leach

Common name: Black abalone

The first introduction of this species, which has a more southerly range than the other abalones of California, was in 1927 and 1928 when a total of 35 was brought in from California. Some of these may have been the red abalone *Haliotis rufescens*. There was no evidence of survival.

In 1958, 167 black abalones from California were planted off Rabbit Island, Oahu. There was some evidence of poaching found when later checking on the success of this planting. In August of 1959 and again in September of that year a total of 728 black abalones were planted off Pyramid Rock, Oahu. In a check of the first Pyramid Rock planting subsequently, some 19 abalones were found moribund and some 20 apparently in excellent shape. The survivors seemed to be those which were able to find adequate shelter. These were small abalones 2.5 to 7.5 centimeters in shell diameter and were from southern or Lower California.

Crustacea:

2. *Macrobrachium lar* (Fabricius)

Common name: Giant freshwater shrimp

Some 340 shrimp were brought to Honolulu from Guam in 1956. Shortly after, 94 were released in Pelekunu Stream on windward Molokai and the remainder held in the Nuuanu hatchery pond of the Fish and Game Division. In 1957, some 27 shrimp were released in Nuuanu Stream on Oahu. Some of the remaining shrimp held at the hatchery spawned and the eggs hatched but there was no evidence of survival of young. It is possible that the larvae of this species require a sojourn in salt water.
Fish:

3. *Ictalurus punctatus* (Rafinesque)

Common name: Channel catfish

The channel catfish was first introduced in 1953 and again in 1954 from California. A total of 38 fish were received and were held for 5 years at the Nuuanu hatchery in an attempt to propagate the species. This attempt was not successful and some of the mature fish were lost through the use of hormone injections to induce spawning. In 1958, 1,715 young, brought in from Fort Worth, Texas, were released in Wahiawa Reservoir, Oahu. Another planting of 4,500 was made in Wahiawa Reservoir in 1959 as well as one of 1,300 in the Waialua River on Kauai. These fish were shipped in from a hatchery in Oklahama. A few catfish have been taken in Wahiawa Reservoir indicating both survival of the original planting and excellent growth of the fish.

4. *Kuhlia rupestris* (Lacepede)

Common name: Nato

A shipment of 43 *K. rupestris* was received from Guam in 1957 and held in Fish and Game Laboratory tanks. In 1958 another shipment of 170 was received and 104 of this shipment were subsequently planted in a small stream at Bellows Field, Oahu.

5. *Cephalopholis argus* (BLOCH and SCHNEIDER)

Common name: Roi

In 1956, 571 were brought to Hawaii from Moorea, Society Islands. These fish were given a prophylactic treatment of copper sulphate for 5 days and then planted in two lots: 171 off Browns Camp, Oahu, and 400 off Keahole Point, Hawaii. Underwater photographs of roi were obtained off Browns Camp in 80 feet of water during the summer 1958, and the Hawaii planting was investigated in the fall of 1958 where 11 fish were sighted, including a small one of 15 cm. which suggests that some reproduction had occurred. The fish deemed to be from the original plantings had evidently grown since no fish longer than 30 centimeters were brought to Hawaii while many of those sighted in 1958 were estimated to be 45 cm. or more in length.

6. *Cephalopholis urodelus* Bloch and SCHNEIDER)

Common name: Rero

Eight *C. urodelus* were released off Browns Camp, Oahu, in 1958. These fish were part of a shipment from the Marquesas Islands.

7. *Epinephelus merra* BLOCH

Common name: Tarao

Plantings of this species were made in 1956 at Wainini, Kauai, and Kaneohe Bay, Oahu, where 132 were released at the first-named locality and 469 at the second. The fish came from Moorea, Society Islands.

8. *Epinephelus spiniger* (GUNTHER)

Common name: Not known

Some 22 *E. spiniger*, brought from the Marquesas Islands in 1958, were released at Browns Camp, Oahu.

9. *Epinephelus fasciatus* (FORSKAL)

Common name: Matapuu

This species was brought from the Marquesas Islands in 1958, and 51 fish were released off Browns Camp, Oahu.

10. *Epinephelus hexagonatus* (BLOCH and SCHNEIDER)

Common name: Tarao a'au

Some 113 *E. hexagonatus* were released off Keoneoio, Maui, in 1956. The fish were brought from Moorea, Society Islands.

11. *Lutjanus gibbus* (FORSKAL)

Common name: Tuhara

L. gibbus was brought in from the Marquesas Islands in 1958, and released in Kaneohe Bay, Oahu. There were 40 fish in this release.

12. *Lutjanus kasmira* (FORSKAL)

Common name: Taape, Blue-lined snapper

Five *L. kasmira* were brought from the Marquesas Islands in 1955 and held in captivity at Coconut Island, Kaneohe Bay, Oahu. In 1958, 2,435 *L. kasmira*

were released in Kaneohe Bay from a shipment originating in the Marquesas Islands.

13. *Lutjanus vaigiensis* (Quoy and Gaimard)

Common name: Toau

The first shipment of 40 *L. vaigiensis* to Hawaii came from the Marquesas Islands in 1955. These fish were held captive at Coconut Islands. I 1956, 239 *L. vaigiensis* from Moorea, Society Islands were released in Kaneohe Bay, Oahu. In 1958, 23 additional *L. vaigiensis* from the Marquesas Islands were released in Kaneohe Bay.

14. *Lutjanus guttatus* (Steindachner)

Common name: Spotted Rose Snapper

In May 1960, an estimated 3,000 spotted rose snappers were released in the lee of Ilio Point, Molokai, and 400 more in Kewalo Basin, Oahu. These snappers were collected off Manzanillo, Mexico, during the spring of 1960 and brought to Hawaii in the bait tanks of the M. V. Charles H. Gilbert, a research vessel of the Bureau of Commercial Fisheries, U. S. Fish and Wildlife Service.

c) *Supplemental List 2,*
Introduced Species Which Probably did not Survive

Mollusks:

1. *Ostrea lurida* Carpenter

Common name: California oyster

This species was brought from San Francisco to Manana, Oahu, in 1893. There were some 3,000 oysters in the shipment.

2. *Crassostrea gigas* (Thunberg)

Common name: Japanese oyster

A small shipment of unknown size from Japan was planted at Kalihi, Oahu, in 1926. Another shipment of 2,500 was planted at Pearl Harbor and Mokapu, Oahu, in 1938, and in 1939 a large shipment of seed oysters, some 2,150,000, were set out at Coconut Island and Mokapu in Kaneohe Bay, Oahu.

3. *Crassostrea amasa* (Iredale)

Common name: Coral rock oyster

A sack of this species, 75 pounds in weight, was shipped from Australia in 1956. The oysters were established in Coconut Island ponds where they seemed to do quite well, and some were still living in 1959, but there was no evidence of reproduction.

4. *Crassostrea commercialis* (Iredale and Roughley)

Common name: Australian oyster

There were two importations of this species, one of 3 bushels in 1928 and another of 24 bushels in 1929. The shipments were from Port Stephens, New South Wales, Australia and were planted at various localities on Oahu, including Mokapu.

5. *Pinctada martensii* (DUNKER)

Common name: Japanese pearl oyster

A small shipment was made in 1956 from Japan and placed in a holding area in the Kewalo Basin channel, Oahu.

6. *Tevela stultorum* (MAWE)

Common name: Pismo clam

Two shipments of 218 pismo clams were made in 1927 and 1928 from California. They were stocked out at Kahana and Kailua, Oahu.

7. *Tridacna crosea* LAMARCK

Common name: Giant clam

Sixty *T. crosea* were brought from Rose Island in 1951 and established in holding ponds at Coconut Island. A few of these clams were alive in 1959 but there was no evidence of reproduction.

Fish:

8. *Anchoa compressa* (GIRARD)

Common name: California anchovy

A release of 6,000 *A. compressa* was made in Kaneohe Bay, Oahu, in 1932. The fish were part of a load of live bait aboard a tuna clipper from California.

9. *Salmo trutta* LINNAEUS

Common name: Brown trout

This species was released in various localities on Kauai in 1935. Some 24,000 fry were planted from eggs presumably brought to Hawaii from one of the Pacific states. A large dead brown trout was found after a freshet in the Wainiha Stream on Kauai in 1949, indicating survival in that stream to that date, at least.

10. *Salvelinus fontinalis* (MITCHELL)

Common name: Brook trout

Three plantings of this species in Hawaii have been made. For the first, in 1876, from the California Fish Commission, we have no record concerning either the number or the places stocked. A second planting of 1,000 at Waimea, Kauai, was made in 1894, and a third of 12 fish at Wailuku, Hawaii in 1896. Fish for these last two plantings were also from the California Fish Commission.

11. *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK and SCHLEGEL

Common name: Ayu

In 1925, 250,000 ayu were planted in various localities on Kauai, Oahu and Hawaii. The shipment came from Japan.

13. *Oncorhynchus tschawytcha* (WALBAUM)

Common name: King salmon

A shipment of unknown size of this species was made to Hawaii from the California Fish Commission in 1876. The release localities were not known. In 1925 and 1927, 66,000 king salmon fry were released on Kauai at various localities.

13. *Ictalurus nebulosus* (Le Sueur)

Common name: Brown bullhead

Reported to have been released near Hilo, Hawaii in 1893. The origin of the shipment and the number released is not known.

14. *Fundulus grandis* (Baird and Girard)

Common name: Killifish

An unknown number was brought from Seabrook, Texas in 1905 and released at Moanalua, Oahu.

15. *Oryzias latipes* (Schlegel)

Common name: Medaka

Reported to have been stocked in unknown numbers on Oahu in 1922.

16. *Roccus saxatilis* (Walbaum)

Common name: Striped bass

An unknown number of striped bass was brought to Hawaii from San Francisco Bay, California in 1922. Releases were made at a number of localities on Kauai.

17. *Trichogaster leeri* (Bleeker)

Common name: Pearl gorami

A few pearl gorami were released in Nuuanu Reservoir, Oahu in 1940. They have never been taken since.

18. *Osphronemus goramy* Lacepede

Common name: Giant gorami

In 1950, 9 small giant gorami were brought to Hawaii from the Philippines.Some of these survived for a long time, but did not reproduce. There may have been earlier unsuccessful introductions.

6. DISCUSSION

Listed in Table 1, by habitat, are the introduced species. This list is divided into three major parts: (1) established species, (2) species that did not become established, and (3) species introduced too recently to permit grouping in either of these two categories.

Of the species successfully established, one is a marine fish of open water, four are primarily estuarine, 19 are primarily pond dwelling and five are species found in streams. Of course, some of these species are found in more than a single habitat.

The introduction of species into the Hawaiian marine environment has been only attempted on a reasonable scale since 1956, and many of the marine intro ductions made since that date seem to be surviving but evidence of reproduction is lacking. It is not unlikely that the number of individuals introduced may be crucial in determining the success of establishing a new species, especially in a marine environment. The history of the establishment of the Marquesan sardine in Hawaii suggests that those releases of fish with 20,000 or more individuals were important in the establishment of this species while those of 10,000 or less were not.

Table 1

Species	Open Sea	Reef	Estuary	Pond	Stream
(1) Established Species					
Venerupis philippinarum			×		
Cytherea meretrix			×		
Crassostrea virginica			×		
Procambarus clarkii				×	×
Scylla serrata			×		
Harengula vittata	×		×		
Salmo gairdneri					×
Cyprinus carpio				×	
Carassius auratus				×	
Barbus semifasciolatus				×	
Misgurnus anguillicaudatus				×	×
Clarias fuscus				×	×
Gambusia affinis				×	×
Mollienesia latipinna			×	×	
Limia vittata			×	×	×
Lebistes reticulatus				×	×
Xiphophorus maculatus				×	
Xiphophorus hellerii				×	×
Micropterus salmoides				×	
Micropterus dolomieu				×	×
Lepomis macrochirus				×	
Cichlasoma meeki				×	
Astronotus ocellatus				×	
Tilapia mossambica			×	×	
Tilapia macrochir				×	
Tilapia zillii				×	
Tilapia melanopleura				×	
Ophiocephalus striatus				×	
Fluta alba				×	
Did Not Establish					
Ostrea lurida			×		
Crassostrea gigas			×		
Crassostrea amasa		×			
Crassostrea commercialis			×		
Pinctada martensii			×		
Tivela stultorum		×[1]			
Tridacna crosea		×			
Anchoa compressa	×		×		
Salmo trutta					×
Salvelinus fontinalis					×
Plecoglossus altivelis					×
Oncorhynchus tschawytcha	×				×
Ictalurus nebulosus				×	
Fundulus grandis				×	
Oryzias latipes				×	
Roccus saxatilis	×		×		
Trichogaster leeri				×	
Osphronemus goramy				×	

Table 1 — continued

Species	Open Sea	Reef	Estuary	Pond	Stream
Introduced Species That May Become Established					
Haliotis cracherodii		×			
Macrobrachium lar				×	×
Ictalurus punctatus				×	
Kuhlia rupestris			×		×
Cephalopholis argus		×			
Cephalopholis urodelus		×			
Epinephelus merra		×			
Epinephelus hexagonatus		×			
Epinephelus spiniger		×			
Epinephelus fasciatus		×			
Lutjanus gibbus		×			
Lutjanus kasmira		×			
Lutjanus vaigiensis		×			
Lutjanus guttatus		×			

[1]) Sand beaches.

The successful estuarine introduction were three mollusks and a crab. While not much can be concluded from the successful introduction of the mollusks — in contrast to those species which failed to become established — the success in establishing the Samoan crab in view of the few individuals introduced seems remarkable. However, some of the estuarine areas where this species was released have a low rate of tidal flushing, a situation which may be conductive to the rapid growth of a population within the estuarine area.

The pond habitat in Hawaii is essentially artificial, being primarily irrigation reservoirs. There are no indigenous species with ponds as a primary habitat. Since most reservoirs, especially irrigation reservoirs are drainable, this is a precarious habitat. Nevertheless, the pond habitat has the greatest number of successful introductions, some 19 in all. Some of the lower portions of the larger streams contain deep areas which are suitable for pond species that can also resist freshets which occasionally but inevitably occur. Both *Clarias fuscus* and *Misgurnus anguillicaudatus* are found in this habitat.

In general, Hawaiian streams are small, rapidly flowing brooks, torrential in their upper reaches. The native freshwater species of fish are dependent upon free access to the sea primarily to complete their reproductive cycle. In the development of some of the major irrigation systems, canals were channeled along the contours of the mountains at elevations above the highest sugar canefields and the stream water for each of the crossing streams diverted into the canal. Such diversions seriously reduced stream flows in the lower reaches especially during periods of low water and apparently reduced the population of gobies that normally reside in the upper parts of the stream but must descend to the lowest part to spawn. The invasion of exotic fishes, aside from trout, was, insofar as streams are concerned, primarily in the lower and middle reaches and here the possibility existed that the goby fry, migrating in from the sea, would be exposed to predation by those exotics. Of course, there are other predators, perhaps more serious, such as man, but in any case abundant stocks of native stream fishes are to be found in remote windward streams of great difficulty of access, and without

irrigation diversions or populations of exotic fishes, such as Pelekuna Stream on Molokai.

Whether or not trout introductions had any major effect on native freshwater fish is difficult to evaluate, but areas where trout thrive, such as the Kokee area of Kauai, water temperatures are perhaps lower than that which is optimum for native stream fishes. Ordinarily, streams above elevations of 800 meters seem to lack native fishes.

Literature Cited

Brock, V. E., 1952: A history of the introduction of certain aquatic animals to Hawaii. Bienn. Rep. Bd. Agric. Hawaii, 114—123.

Fowler, H. W., 1938: The fishes of the Goerge Vanderbilt South Pacific expedition 1937. Monogr. Acad. Nat. Sci. Philad. **2**, 349 p., 12 pls.

Gosline, W. A., and Brock, V. E., 1960: Handbook of Hawaiian Fishes. Honolulu, Univ. Hawaii Press. 372 p.

Murphy, G. I., 1960: Introduction of the Marquesan Sardine, Harengula vittata (Cuvier & Valenciennes) to Hawaiian Waters. Pacif. Sci. **14**, 185—187.

Randall, J. E., 1956: A revision of the surgeon fish genus Acanthurus. Pacif. Sci. **10**, 159—235.

Van Dine, D. L., 1907: The Introduction of Tap-Minnows into the Hawaiian Islands. Hawaii Agriculture Experiment Station Press Bull. **20**. 10 p.

Vernon E. Brock
Director, Hawaii Area,
Bureau of Commercial Fisheries
P. O. Box 3830, Honolulu, Hawaii.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	481—485

C. den Hartog

Communication 1 of the Hydrobiological Institute
div. Delta Research, Yerseke, Holland

COMMENTS ON THE VENICE-SYSTEM FOR THE CLASSIFICATION OF BRACKISH WATERS

At the symposium on the classification of brackish waters, held at Venice from April 8th to 14th 1958, a revised classification of brackish waters, according to their salinity was adopted and the participants recommended universal application of this classification. The system resembles the Redeke-Välikangas-classification, but, although it comprises the whole range from fresh up to hyperhaline waters the raising of the boundary between the oligohaline and the mesohaline from 3 to 5‰ S. was the only real innovation in this system. The new system has been published in 1958 as an enclosure in the book of Remane and Schlieper: Die Biologie des Brackwassers, and the following year by Caspers (1959) and by Gessner (1959). Since the results of the symposium have now been published, I wish to present my objections against its present form.

My main objection concerns the fact that the system has been founded on only one character, salinity. Although the same is true for the old classification of Redeke and Välikangas these authors never claimed universal relevancy for their system, and, in fact, their system can be used only in the north-western part of Europe, the region for which it was created. A universally applicable classification ought to be based on as many factors as possible, and in my view climatic and biological characters ought to be incorporated in the system.

It is well-known that climatic factors play an important part in salinity conditions, and therefore it ought not be considered as accidental that difficulties in applying the Redeke-Välikangas-system have arisen especially in warm countries (Brunelli 1933, Petit and Schachter 1951, 1959, d'Ancona 1959, Hedgpeth 1951). Kinne (1957) found a close relation between the physiological effects of temperature and salinity, both factors affecting osmo-regulation to a marked degree. Temperature may change the salinity-range of a species, as salinity may change the temperature-range. It is known from the work of Verwey (1958) that some marine animals, e. g. *Carcinus maenas* (L.) and *Crangon crangon* (L.), prefer a high salinity at low temperature, and that when temperature increases these animals migrate to water of lower salinity, in this way keeping constant the difference between the osmotic pressure of their blood and that of the external environment. Hence they are found in summer in large quantities in the Dutch Waddenzee and in winter in the more saline North Sea. The reverse relation also occurs, e. g. *Hyas araneus* (L.) migrates in winter into the coastal waters with lower salinity. Kinne (1956) found that growth of the hydroid *Cordylophora caspia* (Pall.)

was optimal in cold water at low salinity, but in warmer water at a higher salinity. The shrimp *Athyaephyra desmarestii* (Mill.) in the Mediterranean region lives in waters of higher salinity than those it inhabits in the Netherlands (Parma, unpublished). The same is true for *Dreissensia polymorpha* (Pall.), a brackish water species in the Pontic and Caspian regions, but a fresh one in the northwestern part of Europe. Other examples of the salinity-temperature relation may be found in the works of Kinne (1956, 1957), Schlieper (1958) and Verwey (1957, 1958).

As the salinity-intervals are defined, in fact, on account of the differences in biological characters, the salinity-temperature-relation must be taken into serious consideration, because it may explain regional differences in the boundaries.

It is somewhat paradoxal, that a classification of brackish waters founded and applied by biologists should have been based on a single chemical factor. In the proposal of the Venice-system the biological characters have been mentioned only incidentally.

"In view of the transitional character of the floral and faunal boundaries between zones within saline areas in nature, as well as their regional and local variation, any salinity classification can correspond only approximately with the zonation of the flora and fauna."

Nevertheless the floral and faunal boundaries are without any doubt the most important characters of brackish-water areas of which salinity values are only an index. Had salinity been applied as the only character no difficulties would have arisen regarding the boundaries of the salinity-intervals. But, in actual fact biological boundaries have been correlated with certain grades of salinity and difficulties begun when in different regions a particular biological boundary did not coincide with the salinity-value with which it was expected to coincide. These differences are very important and may be the result of very different causes (climatic conditions, geological history of the territory, aberrant competition-circumstances, deficit of some ions, e. g. Ca, or a combination of two or more of these factors). In seeking to give their system a universal applicability the Venice Symposium attempted to accomodate these local and regional differences by adding a reservation to it to the effect that the salinity-figures were only approximate, the system being no strict harness. But, on the contrary, the usefulness of the classification has been decreased by this flexibility, because these salinity-figures are in fact protean and exceedingly elusive to the grip. One wonders, what ought to be primary in a classification of saline waters, the biological aspects — a reflection of all environmental factors of which salinity is no more than a very prominent one — or salinity per se? Indeed it appears impossible to accomodate all biological features to a system based only on salinity figures. It will be clear, too, that a system based on biological data must be preferred to a pure chemical classification.

A classification of brackisch waters, based on biological facts, is possible. Data on the decrease of marine and fresh water species in the mixohaline zone and on the specialized brackish water organisms, together with the curve of the species minimum of Remane (1934) presents us with the means for such a classification. It may be mentioned that I consider organisms that have their optimum in the sea to be marine, and those which are mainly distributed in the inland lakes, ponds and rivers poor in salts, to be limnetic. Brackish water species are those that have their optimal development in diluted sea water.

I also object to lifting the upper boundary of the oligohaline interval from 3 to $5^0/_{00}$ S., "in order to express ecological conditions encountered in southern Europe, South Africa and some other areas". The boundary of $3^0/_{00}$ S. had been established

in the Baltic Sea by VÄLIKANGAS (1933) and therefore the newly proposed boundary does not hold in this area. The difficulty has been overcome by splitting the oligohaline zone into 2 intervals, a β-oligohaline (i. e. the oligohaline zone in the REDEKE-VÄLIKANGAS-classification) and a α-oligohaline (3—5 $^0/_{00}$ S.) interval. The boundary at 5 $^0/_{00}$ S. was created by REMANE (1940) for the Baltic, but is not mentioned in his recently published book (1958). In 1956 DAHL put forward this boundary again. CASPERS (1958, 1959) applied it in the estuary of the river Elbe. Nevertheless the solution of this problem seems to me rather arbitrary.

My last objection concerns the expression of the salinity in $^0/_{00}$ S. This value has been obtained by application of the formula of KNUDSEN on the Cl'-content, which value can easily be determined. However, it has been known for many years that in oligohaline and mesohaline brackish waters the use of KNUDSEN's formula gives values for salinity that are lower than the true values, the aberrations increasing directly with the decrease in Cl'-content of the waters (VAN DER PLAATS 1906, RINGER 1907; both cited by REDEKE 1933). This feature is a consequence of the influx of fresh water, rich in electrolytes. During the last fifty years the salinity of the rivers in western Europe has increased enormously and the chance of finding considerable aberrations in the estuaries has been increased. Moreover, HATZIKAKIDIS (1952) has shown that the use of KNUDSEN's formula also gives difficulties in waters of salinity above 41,55 $^0/_{00}$, because of density effects. Furthermore, chemical composition changes at higher salinities because of precipitation of calcium carbonate and, at very high salinities, of calcium sulphate.

Nevertheless it is important, from an osmotic point of view, to know the total salinity. Therefore it is necessary to give total analysis of the water in order to determine the degree of departure from values obtained by application of KNUDSEN's formula, whilst I believe it is of little importance whether salinity is expressed in Cl' or S., I consider the addition of some total-analysis, especially for estuarine waters, as indispensable.

As a contribution to formulation of a system of classification with better biological basis I give here the Venice-system amended by addition of short descriptions of the biological features of the intervals. The data have been derived from the works of REMANE (1940, 1958), DAHL (1956), REDEKE (1922, 1933), D'ANCONA (1959), CASPERS (1959) and HEDGPETH (1959). They agree very well with my own observations on the epilithic algal vegetation of the coast of the Netherlands (DEN HARTOG 1959). Both salinity and chlorinity are given.

Zone (Interval)	$^0/_{00}$ Cl'	$^0/_{00}$ S.
Limnetic (fresh water)	less than about 0.3	$< \pm 0.5$
Mixohaline	from about 0,3 to about 16.5	$\pm 0.5 - \pm 30\ (40)$
(Mixo-)oligohaline Characterised by a gradual decrease of fresh water species with increasing salinity, with some brackish water species and a few euryhaline marine ones; in estuaries the freshwater element is of relative little importance, as a consequence of salinity-fluctuations.	from about 0.3 to about 3.0	$\pm 0.5 - \pm 5$

Zone (Interval)	‰ Cl′	‰ S.
(Mixo) mesohaline Very well characterised by specialised brackish-water organisms, a number of euryhaline marine species and only very few limnetic species. In comparison with the other intervals the number of species is at a minimum.	from about 3.0 to about 10.0	± 5—± 18
(Mixo-) polyhaline Characterised by a rather large number of euryhaline marine species, which decreases gradually with decreasing salinity. Also some truly brackish-water organisms.	from about 10.0 to about 16.5	± 18—± 30
(Mixo-) euhaline In biological respect corresponding to the polyhaline interval.	above 16.5 but less than adjacent euhaline sea	> ± 30 but < adjacent to euhaline sea
Euhaline	from about 16.5 to about 22.0	± 30—± 40
Hyperhaline Characterised by a strongly impoverished fauna, composed of some euryhaline marine species, some poikilohaline brackish-water species and a few organisms from inland brines.	above 22.0	> ± 40

The author is greatly indebted to Dr. G. L. Kesteven, Fisheries Division F. A. O., Rome, who kindly corrected the english text of the manuscript.

References

d'Ancona, U., 1959: The classification of brackish waters with reference to the north Adriatic lagoons. Arch. Ocean. Limnol. **11**, suppl., 93—109.

Brunelli, G., 1933: Ricerche sugli stagni litoranei. R. C. Accad. Lincei, ser. 6, **17**, 246—249.

Caspers, H., 1958: Biologie der Brackwasserzonen im Elbeästuar. Verh. Int. Ver. Limnol. **13**, 687—698.

— 1959: Vorschläge einer Brackwassernomenklatur („The Venice System"). Int. Rev. ges. Hydrobiol. **44**, 313—315.

— 1959: Die Einteilung der Brackwasser-Regionen in einem Ästuar. Arch. Ocean. Limnol. **11**, suppl., 153—169.

Dahl, E., 1956: Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. Oikos **7**, 1—21.

Gessner, F., 1959: Hydrobotanik 2. Stoffhaushalt. Berlin, 1—701.

Hartog, C. den, 1959: The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Wentia **1**, 1—241.

Hatzikakidis, A. D., 1952: Research and extension of Knudsen's Tables, determining salinity in sea waters. Praktika Hellenic. Hydrobiol. Inst. Athens **6**, 55—71.

Hedgpeth, J. W., 1951: The classification of estuarine and brackish waters and the hydrographic climate. Rep. Comm. Treat. Mar. Ecol. Paleoecol. **11**, 49—54.

— 1959: Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters. Arch. Ocean. Limnol. **11**, suppl., 111—141.

Kinne, O., 1956: Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologische-biologische Bedeutung. Biol. Zbl. **75**, 314—317.

— 1956: Über den Einfluß des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei den Hydroidpolypen *Cordylophora caspia* (Pallas) etc. Zool. Jb. Physiol. **66**, 565—638.

Kinne, O., 1957: A programmatic study of comparative biology of marine and brackish-water animals. Année Biol. **33**, 87—92.
Petit, G., u. Schachter, E., 1951: Le problème des eaux saumâtres. Année Biol. **27**, 301—311.
— 1959: Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. Arch. Océan. Limnol. **11**, suppl., 75—91.
Redeke, H. C., 1922: Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. **22**, 329—335.
— 1933: Über den jetzigen Stand unserer Kentnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. int. Ver. Limnol. **6**, 46—61.
Remane, A., 1934: Die Brackwasserfauna. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **36**, 34—74.
- 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe & Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee 1a, Leipzig, 1—238.
— u. Schlieper, C., 1958: Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer **22**, Stuttgart, 1—348.
Välikangas, I., 1926: Planktonische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors. Act. Zool. Fenn. **1**, 1—298.
— 1933: Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. int. Ver. Limnol. **6**, 62—112.
Verwey, J., 1957: A plea for the study of temperature influence on osmotic regulation. Année Biol. **33**, 129—149.
— 1958: De seizoensverplaatsingen van enkele schaaldieren en de invloed van temperatuur en zoutgehalte. Verh. Kon. Ned. Akad. van Wetenschappen afd. Natuurkunde **67**, 14—22.
Final Resolution of the Symposium on the Classification of brackish waters, 1959: Arch. Océan. Limnol. **11**, suppl., 243—245.

Dr. C. den Hartog
Afd. Delta-Onderzoek,
Hydrobiologisch Instituut
Koninkl. Nederl. Akademie van
Wetenschappen,
Yerseke, Vierstraat 28 (Holland

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	487—492

Wolfgang Wieser

2. Zoologisches Institut der Universität Wien

POPULATIONSDICHTE UND VERTIKALVERTEILUNG DER MEIOFAUNA MARINER BÖDEN

Die Erforschung der sublitoralen Bodenfauna des Meeres hat sich bisher auf die Makrofauna konzentriert. Populationsdichte, Zusammensetzung und Vertikalverteilung der wirbellosen Tiere geringster Größen sind so gut wie nicht bekannt. Diese Faunenkomponente wird seit Mare (1942) als „Meiofauna" bezeichnet und umfaßt Turbellarien, Nematoden, Kinorhynchen, Gastrotrichen, Copepoden, Ostracoden, kleine Polychaeten und Oligochaeten.

In der folgenden Mitteilung sollen alle verfügbaren Daten über Populationsdichte und Vertikalverteilung der benthischen Meiofauna zusammengefaßt werden, um eine gewisse Basis für die so notwendigen künftigen Untersuchungen zu schaffen[1]).

Die tiefsten Funde mariner Bodentiere (darunter auch einige Vertreter der Meiofauna) sind von Zenkevich et al. (1955) und von Wolff (1960) zusammengestellt worden. Die Forscher der sowjetischen und dänischen Tiefsee-Expeditionen der letzten Jahre fanden Nematoden bis zu 7000 m Tiefe, Copepoda Harpacticoida bis etwa 10000 m und Ostracoden bis zu fast 6000 m Tiefe (Wolff gibt als größte Tiefe für letztere Gruppe 7657 m mit einem Fragezeichen an). Es ist jedoch unbekannt, durch welche Arten diese Gruppen in den extremsten Tiefen vertreten waren.

Was die Nematoden betrifft, so sind die aus den größten Tiefen bekannten Arten *Leptosomatum bathybium*, *Desmodora nybelini* (Allgén 1955) und *Thoracostoma galatheae* (Wieser 1956), alle drei aus 4500 bis 4600 m.

Der aus den größten Tiefen bekannte Kinorhynche, *Campyloderes vanhöffeni*, stammt aus nicht mehr als 385 m.

Den Tiefenrekord unter den Turbellarien hält die große Polyclade *Plehnia arctica* aus 1275 m. Von den nicht-polycladen Turbellarien wurde nur eine einzige Art, *Monorelis bathycola*, in mehr als 400 m, nämlich in 630 m Tiefe, gefunden.

19 benthische Copepodenarten sind in mehr als 400 m Tiefe gefunden worden und eine Art, *Pontostratiotes abyssicola*, in mehr als 3000 m, genau in 3960 m Tiefe (Lang 1948).

Die Ostracoden sind jene Meiofaunagruppe, deren Vordringen in die Tiefsee am besten dokumentiert ist. Drei Arten (*Echinocythereis dasyderma*, *Bradleya dictyon*, *Echinocythereis scabra*) stammen aus mehr als 5000 m, sieben Arten aus

---

[1]) Die Angaben über Turbellarien wurden mir in dankenswerter Weise von Herrn Dozent Dr. P. Ax, Kiel, zur Verfügung gestellt. Für Hinweise über die Ostracodenfauna danke ich den Herren Dr. Harban S. Puri, U.S.A., und Dr. G. Hartmann, Osnabrück.

mehr als 4000 m (*Cytheropteron abyssorum*, *C. alatum*, *Cythereis* [?] *circumdentata* *Echinocythereis echinata*, *C.* [?] *tuberculata*, *Krithe tumida*, *K. bartonensis*; letztere Art dürfte nach G. HARTMANN [in litt.] fehlbestimmt sein), und mindestens 50 Arten aus mehr als 1000 m (MÜLLER 1908, TRESSLER 1941).

Um eine gewisse Vorstellung vom Reichtum der bis jetzt aus größeren Tiefen bekannten Meiofauna zu gewinnen, ist in Tabelle 1 die Vertikalverteilung von Nematoden, Copepoden, nicht-polycladen Turbellarien und Kinorhynchen zusammengefaßt, wobei die Anzahl der aus 200 bis 400 m, mehr als 400 m, mehr als 1000 m und mehr als 2000 m Wassertiefe bekannten Arten in Prozent der Gesamtzahl der in der jeweiligen Gruppe beschriebenen marinen Arten ausgedrückt ist. Diese Zahlen sind selbstverständlich nur als Näherungswerte aufzufassen. Zum Vergleich sind die entsprechenden Zahlen für einige Makrofaunagruppen der Arbeit von ZENKEVICH & BIRSTEIN (1956) entnommen und mit angeführt worden.

Tabelle 1. Vertikalverteilung verschiedener Makro- und Meiofaunagruppen, ausgedrückt in Prozent der Gesamtzahl der in der jeweiligen Gruppe beschriebenen marinen Arten

	Tiefe in Metern			
	200—400	>400	>1000	>2000
Polychaeta	?	?	?	3,7
Peracarida	?	?	?	1,3
Pantopoda	?	?	?	9,7
Crinoidea	?	?	21,6	7,7
Echinoidea	?	?	18,7	?
Asteroidea	?	?	33,3	?
Holothuroidea	?	?	22,7	?
Nematoda	8,2	1,5	0,7	0,2
Copepoda	2,9	1,2	1,0	0,2
Turbellaria	5,0	0,2	—	—
Kinorhyncha	10,0	—	—	—

Es ist ganz augenscheinlich, daß wir die Meiofauna um vieles schlechter kennen als die Makrofauna. Aus mehr als 1000 m Tiefe sind weder Turbellarien noch Kinorhynchen bekannt geworden, und die anderen beiden Gruppen sind in dieser Tiefe mit nicht mehr als 1% der Gesamtzahl der beschriebenen Arten vertreten. Die Vergleichszahl für Echinodermen liegt um 25%. Eine andere Gruppe der Makrofauna, die Isopoden, ist noch in mehr als 6000 m Tiefe mit 1,4% der Gesamtartenzahl vertreten (WOLFF 1960).

Auf die Existenz einer unerforschten Meiofauna deuten auch die bisher veröffentlichten Populationsdichten von Makro- und Meiofauna. Soweit mir bekannt ist, gibt es nicht mehr als sieben quantitative Untersuchungen über die Meiofauna in mehr als 10 m Tiefe, nämlich die von MOORE (1931), KROGH & SPÄRCK (1936), MARE (1942), BOUGIS (1946, 1950), PURASJOKI (1947) und meine eigene in Buzzards Bay, Massachusetts (WIESER 1960). Die größte Tiefe, aus der eine quantitativ ausgewertete Meiofaunaprobe stammt, beträgt 166 m (MOORE 1931). Ein gleichzeitiges Studium von Makro- und Mikrofauna wurde nur von MARE, PURASJOKI und im Buzzards-Bay-Projekt (SANDERS 1958, WIESER 1960) versucht. Die verfügbaren Daten machen es wahrscheinlich, daß auf schlammigen Böden die Individuenzahl der Meiofauna das 50- bis 100fache der der Makrofauna beträgt.

Bekanntlich nimmt die Besiedlungsdichte der Bodenfauna mit steigender Meerestiefe ab (Zenkevich et al. 1955, Wolff 1960). Werden jene der bisherigen Angaben, die sich auf Schlammböden beziehen, in ein doppelt-logarithmisches Diagramm eingetragen, dann folgt die Abnahme der Besiedlungsdichte ungefähr einer geraden Linie. Dies erhellt aus Abb. 1, die sich auf folgende Daten stützt:

	Autor	Tiefe (m)	Individuen pro m²
Makrofauna:	Sanders 1958	15—25	etwa 5000
	Purasjoki 1947	24—35	160—600
	Mare 1942	45	2350
	Purasjoki 1947	55	840
	Molander 1928	106—118	etwa 470
	Spärck 1951a:	1200	85
	b:	3782	30
	Zenkevich et al. 1955	9—10000	etwa 6
Meiofauna:	Wieser 1960	15—25	170—820000
	Moore 1931	24	337000
	Purasjoki 1947	24	36000
	Krogh & Spärck 1936	26	54600
	Bougis 1946, 1950	30	660—900000
	Purasjoki 1947	35	15400
	Mare 1942	45	154000
	Purasjoki 1947	55	103000
	Krogh & Spärck 1936	54	72800
	Moore 1931	73	198000
	Moore 1931	166	176000

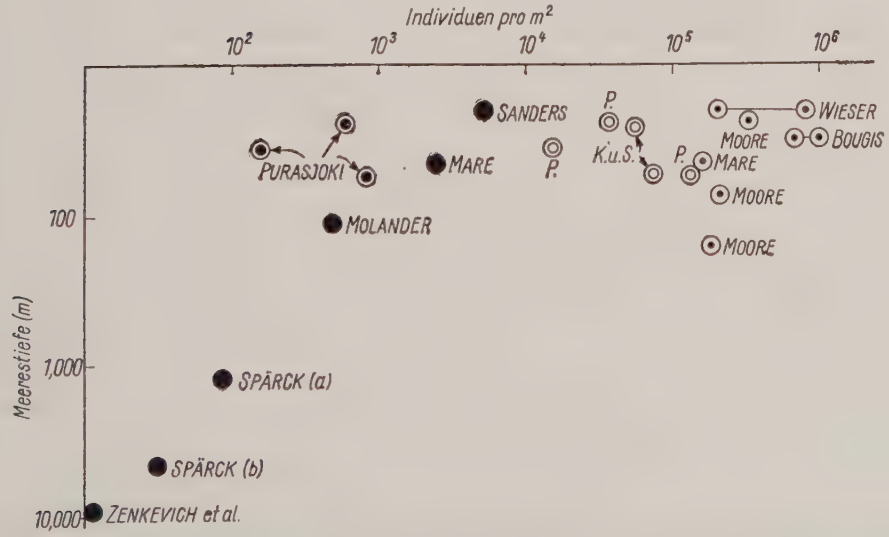


Abb. 1. Besiedlungsdichten pro m² der Makrofauna (schwarze Kreise) und Meiofauna (weiße Kreise) in verschiedenen Meerestiefen. Die konzentrischen Kreise beziehen sich auf Stationen mit reduzierter Salinität in der Ostsee (P. = Purasjoki, K. u. S. = Krogh und Spärck).

Sowohl die von PURASJOKI als auch die von KROGH und SPÄRCK mitgeteilten Besiedlungsdichten (konzentrische Kreise in Abb. 1) sind geringer als die von den anderen Autoren gefundenen, was darauf zurückzuführen sein mag, daß die Proben der skandinavischen Forscher aus der Ostsee, einem Gebiet mit reduzierter Salinität stammen. Die Angaben von PURASJOKI zeigen, daß selbst in diesem Fall die Meiofauna 60 bis 100mal individuenreicher ist als die Makrofauna.

Es ist unwahrscheinlich, daß die quantitative Beziehung zwischen Meio- und Makrofauna von der Wassertiefe abhängt, weswegen auch in großen Tiefen die Besiedlungsdichte der Meiofauna etwa das Hundertfache der der Makrofauna betragen dürfte. Trifft dies zu, hätte man in nicht-brackischen Gebieten in 300 bis 400 m Tiefe mit etwa 3000, in 9000 bis 10000 m Tiefe mit etwa 500 Meiofaunaindividuen pro Quadratmeter zu rechnen.

Falls wir über die Zusammensetzung der Meiofauna in größeren Tiefen spekulieren wollen, dann legen die verfügbaren Daten nahe, daß Nematoden die dominierende Gruppe sind. In litoralen Schlammwatten mag man ebenso viele Nematoden wie Copepoden finden (SMIDT 1951), während im seichten Sublitoral das Verhältnis der Nematoden zu allen anderen Meiofaunagruppen 3 bis 9 : 1 beträgt (WIESER 1960). Was die vier in Tabelle 1 angeführten Meiofaunagruppen betrifft, so dürfte die Besiedlungsdichte der Copepoden und der Turbellarien mit der Tiefe schneller abnehmen als die der Nematoden und Kinorhynchen. Im Falle der Turbellarien kann als Grund für diese Hypothese die Tatsache angeführt werden, daß räuberische Organismen in größerer Meerestiefe beinahe völlig zu verschwinden scheinen (ZENKEVICH & BIRSTEIN 1956, THORSON 1957).

Der Nematodenreichtum in sublitoralen schlammigen Biotopen hat sicherlich mehrere Gründe. Erstens einmal ist bei diesen Tieren die Art der Nahrungsaufnahme höchst einfach, indem ein muskulöser Pharynx mit Endbulbus die Nahrung wie eine Pumpe einsaugt. Auf schlammigen Böden ist diese Ernährungsweise wahrscheinlich der der Crustaceen — mit ihrem Aufwand an Borstenfiltern und sich koordiniert bewegenden Extremitäten — überlegen. Die Kinorhynchen haben eine ganz ähnliche Ernährungsweise wie die mit ihnen eng verwandten Nematoden. Ein anderer Grund für die Überlegenheit der Nematoden in schlammigen Substraten ist wohl ihre Fähigkeit, anaerobe und quasi-anaerobe Bedingungen aushalten zu können. MOORE (1931) zeigte, daß sich Nematoden bis zu 8 cm tief in Schlammböden eingraben, die bereits an der Oberfläche sehr arm an Sauerstoff sind. In MOORES Experimenten wurden anaerobe Bedingungen von Nematoden bis zu einem Monat lang ertragen, während Copepoden in kürzester Zeit starben. Ich selbst habe bei litoralen Schlammnematoden festgestellt, daß sie 2 Monate lang in völlig anaeroben Substraten (Redoxpotential: E_h bis zu —0,16) leben können. Selbst die Entwicklung von H_2S im Medium scheint einigen Arten nicht zu schaden. Es ist einleuchtend, daß diese Widerstandsfähigkeit gegenüber O_2-Mangel von großem Vorteil für das Leben in den Schlammböden der Tiefsee ist, selbst wenn das bodennahe Wasser auch der größten Tiefen einen hohen Sauerstoffgehalt haben sollte — wie dies neuere Messungen zu zeigen scheinen (BRUUN und KULERICH 1955).

Was die Struktur der zu erwartenden Meiofaunagemeinschaften betrifft, so deuten alle Anzeichen auf homogene Populationen, bei denen die Aufteilung der Individuen auf Arten nur wenig von der idealen logarithmischen Verteilungskurve (FISHER, CORBETT und WILLIAMS 1943) abweichen dürfte. Das charakteristische Merkmal dieser Gemeinschaft würde also die Dominanz einer einzigen Art und der rasche Häufigkeitsabfall der nächstfolgenden Arten sein. Daß sich in den

gleichförmigen Weichbodengebieten des Meeres derartig homogene Lebensgemeinschaften herausbilden, wird durch eine Untersuchung der in verschiedenen Substraten in 15 bis 25 m Tiefe lebenden Nematodengemeinschaften an der amerikanischen Ostküste nahegelegt (Wieser 1960). Beim Übergang von sandigen zu schlammigen Substraten steigt die prozentuale Häufigkeit der dominierenden Art und sinkt die Gesamtzahl der vorkommenden Arten. Ganz analog dazu deuten einige der von den dänischen und sowjetischen Forschern durchgeführten Dredgezüge auf ein erstaunliches Dominieren gewisser Makrofauna-Arten in den Tiergemeinschaften der größten Meerestiefen (Wolff 1960). So dürften in einigen pazifischen trenches die Lebensgemeinschaft der großen Sinkstofffresser durch die Holothurie *Elpidia glacialis*, die Lebensgemeinschaft der Schwebstofffresser durch die Pogonophoren *Zenkevitchiana longissima* oder *Spirobrachia beklemisheri* völlig beherrscht werden. Als dominierende Nematodenarten mariner Weichböden sind bisher Vertreter der Familien Linhomoeidae und Comesomatidae bekannt geworden (Wieser 1959, 1960). Die zu diesen Familien gehörenden Arten sind alle relativ klein und erreichen nur selten eine Länge von 3 mm. Da in Tiefen über 1000 m bisher mit einer einzigen Ausnahme nur Vertreter der Ordnung Enoploidea gefunden worden sind, die bis zu 20 mm lang werden können, ist zu vermuten, daß wir die Charakterarten der Meiofauna größerer Meerestiefen noch gar nicht kennen.

Es wäre also zu wünschen, daß sich künftige Tiefsee-Expeditionen in intensiverer Weise als bisher mit der Erforschung der kleinen Bodenfauna beschäftigen würden. Mit Zuversicht kann vorausgesagt werden, daß auf diesem Gebiet noch große faunistische Überraschungen zu erwarten sind.

Literatur

Allgén, C., 1955: Free-living Nematodes. Rep. Swedish Deep-Sea Exp. 1947—48, **2**, Zool. Nr. 13, 177—179.

Bougis, P., 1946: Analyse quantitative de la microfaune d'une vase marine a Banyuls. C. R. Acad. Sci. **222**, 1122—1124.

— 1950: Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (Meiobenthos). Vie et Milieu **1**, 23—38.

Bruun, A., u. Kilerich, A., 1955: Characteristics of the water-masses of the Philippine, Kermadec and Tonga Trenches. Deep-Sea Res. **3**, Suppl., 418—425.

Fisher, R. A., Corbet, A. S., and Williams, C. B., 1943: The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population. J. Anim. Ecol. **12**, 42—58.

Krogh, A., and Spärck, R., 1936: On a new bottom-sampler for investigation of the microfauna of the sea bottom. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd. **13**, 4, 1—12.

Lang, K., 1948: Monographie der Harpacticiden. Vol. 2. Lund, Håkan Ohlsson.

Mare, M., 1942: A study of a marine benthic community with special reference to the micro organisms. J. Mar. Biol. Ass. U. K. **25**, 517—554.

Molander, A. R., 1928: Animal communities on soft bottom areas in the Gullmar Fjord. Kristinebergs zool. Station 1877—1927. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. **2**, 1—90. Uppsala 1930

Moore, H. B., 1931: The muds of the Clyde Sea area. J. Mar. Biol. Ass. U. K. **17**, 325—358.

Purasjoki, K. J., 1947: Quantitative Untersuchung über die Mikrofauna des Meeresbodens in der Umgebung der Zoologischen Station Tvärminne an der Südküste Finnlands. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. **9**, 14, 1—24.

Sanders, H., 1958: Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. Limnol. Oceanogr. **3**, 245—258.

Smidt, E., 1951: Animal production in the Waddensea. Medd. Komm. Danm. Fisk. Havunders. Ser. Fisk. **11**, 6, 1—151.

Spärck, R., 1951: Density of bottom animals on the ocean floor. Nature (London) **168**, 4264, 112—113.

Thorson, G., 1957: Bottom Communities. In: Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, vol. 1. Geol. Soc. America, Mem. **67**, 461—534.

Wieser, W., 1956: Some free-living marine nematodes. Galathea Rep. Copenhagen, vol. 2, 243—253.

— 1959: Free-living marine nematodes. IV. General part. Chile Reports 34. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, **55**, 5, 1—111.

— 1960: Benthic studies in Buzzards Bay .II. The meiofauna. Limnol. Oceanogr. **5**, 121—137.

Wolff, T., 1960: The hadal community, an introduction. Deep-Sea Res. **6**, 95—124.

Zenkevich, L. A., Birstein, J. A., and Beljaev, G. M., 1955: Investigations of the bottom fauna of the Kurile-Kamtchatka trench (Russisch). Trudy Inst. Okeanol. Moskva **12**, 345—381

Zenkevich, L. A., and Birstein, J. A., 1956: Studies of the deep water fauna and related problems. Deep-Sea Res. **4**, 54—64.

Dr. Wolfgang Wieser
II. Zoologisches Institut
der Universität Wien
Wien I, Dr. Karl-Lueger-Ring 1

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	493—512

C. Kosswig

Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum, Hamburg

ZUR PHYLOGENESE SOGENANNTER ANPASSUNGSMERKMALE BEI HÖHLENTIEREN

Inhaltsverzeichnis

1. Die Konvergenz der sogenannten Anpassungsmerkmale der Cavernicolen 493
2. Zur Ontogenese degenerativer Merkmale 497
3. Präadaptationen für den Übergang in subterrane Räume 499
4. Bewirkende Faktoren 500
5. Die Variabilität für degenerative Merkmale und deren genetische Analyse 504
6. *Astyanax* und *Anoptichtys* 508
7. Zusammenfassung 510
8. Literatur 511

1. DIE KONVERGENZ DER SOGENANNTEN ANPASSUNGSMERKMALE DER CAVERNICOLEN

Höhlentiere sind in der Regel unpigmentiert und blind. Jedenfalls gilt dies wohl in allen Fällen, in denen man es mit „alten" Höhlenbewohnern zu tun hat, unter denen man solche versteht, die den Übergang vom ober- zum unterirdischen Leben schon vor längeren Zeiträumen durchgeführt haben. Dabei wird sich eine absolute Minimalzeit, innerhalb welcher die Umwandlung in einen typischen Cavernicolen erfolgte, nicht sicher angeben lassen. Vielmehr kann man als gesichert annehmen, daß zahlreiche Faktoren bei der Bestimmung der phyletischen Umwandlungsgeschwindigkeit mitwirken; darunter werden innere sein, wie etwa der mehr oder weniger große Stabilitätsgrad der Erbanlagen. Daneben können äußere Faktoren, wie die Populationsgröße, die Generationenzahl und der Isolationsgrad, eine Rolle spielen und an dem Umwandlungsprozeß von einer pigmentierten und sehtüchtigen oberirdischen in eine subterran lebende blinde und pigmentlose Form teilhaben. Jedenfalls sehen wir in den Cavernicolen abgeleitete Formen, welche sekundär Pigment und Augen verloren haben (Jeannel 1926). Die Untersuchung der degenerativen Evolution von Höhlentieren ist also das Studium der Rückbildung von Strukturen und Organen, welche von den Vorfahren der betreffenden Formen früher einmal erworben worden waren. Es ist eine andere Frage, ob und inwieweit neu erworbene Bildungen kompensatorisch an die Stelle der reduzierten treten. Die degenerative Evolution der Höhlentiere ist deswegen so interessant, als sie in den im einzelnen voneinander verschiedenartigsten Lebensräumen, zu verschiedensten Perioden — schon unter den Trilobiten gab es Arten, deren Augen reduziert waren — und auf den verschiedensten Kontinenten und wahrscheinlich auch in allen Ozeanen, also unter ökologisch weitgehend verschiedenen Bedingungen, immer wieder einander in Augen- und

Pigmentverlust außerordentlich ähnliche Typen schafft, wenn nur irgendwie höhlenartige Räume zur Besiedlung vorhanden sind. In konvergenter degenerativer Entwicklung gehen bei marinen Höhlenbewohnern wie bei Cavernicolen des Süßwassers oder der Lufträume in Höhlen die Pigmente verloren, ganz gleichgültig, wie diese chemisch bei den mutmaßlichen oder sicheren Vorfahren unserer Höhlentiere beschaffen gewesen sein mögen. Bei den cavernicolen Käfern verschwinden die Melanine, nur die Eigenfarbe des Chitins bleibt bestehen. Melanine bilden auch die wesentlichste Farbstoffkomponente bei Wirbeltieren, Fischen und Amphibien, von denen sich höhlenbewohnende Arten ableiten. Sie werden bei letzteren ebenso reduziert wie die der Käfer. Bei den cavernicolen Isopoden, terrestrischen, marinen und solchen des Süßwassers gehen die Ommine verloren, welche für die oberirdisch lebenden Asseln so charakteristisch sind. Die dunklen Pigmente der Amphipoden sind Chromoproteide, und zwar an einen Eiweißträger gebundene Karotinoide. Auch sie verschwinden bei höhlenbewohnenden Arten und Gattungen. Das Pigmentierungssystem oberirdischer Dekapoden ist dem der Amphipoden chemisch ähnlich und verhält sich in seiner Reduktion bei subterran lebenden Vertretern dieser Ordnung wieder entsprechend. Von den Augen gilt dasselbe: Die Pigmentbecherozellen eines troglobionten Strudelwurms fallen ebenso der Reduktion anheim wie die Fazettenaugen cavernicoler Insekten oder Krebse oder wie die Kameraaugen von Höhlenfischen und -salamandern. Wenn innerhalb eines Verwandtschaftskreises mehrmals der Übergang von oberirdischer zu subterraner Lebensweise unternommen wurde, kann, als ein Spezialfall konvergenter Evolution, parallele Entwicklung beobachtet werden. Bei den beiden *Asellus*-Arten, *A. aquaticus* und *A. meridianus*, ist die Augenstruktur weitgehend dieselbe, auch die Körperpigmentierung folgt demselben Muster und unterliegt demselben Chemismus. An mehreren Stellen des Verbreitungsgebietes von *A. meridianus* haben sich von dieser Art cavernicole Formen gesondert — eine der jüngsten ist wahrscheinlich die im Gouffre du Padirac —, die genauso blind und pigmentlos wurden wie bestimmte Derivate von *A. aquaticus* in istrianischen Höhlen. Blindheit und Pigmentlosigkeit gibt es nun nicht nur bei Cavernicolen. Bewohner von Spalträumen im Erdreich, im Grundwasser, im Halopsammal, von Mikrokavernen, wie z. B. Ameisennestern (*Platyarthrus*), sind ebenfalls pigmentlos und blind. Der letzteren Gruppe mögen auch die blinden oder fast blinden Gobiiden der pazifischen Küste Nordamerikas angeschlossen werden: *Lethops* und *Typhlogobius* leben in Mikrokavernen nahe der Küste im Pazifik. Und den im Boden Lebenden dürften im Meer selbst so große Tiere wie Fische der Gattung *Trypauchen* entsprechen, die tief in den Schlamm eingewühlt leben. Vielleicht haben auch einige Formen des abyssalen Benthals eine ähnliche Lebensweise: ist doch Blindheit und Pigmentlosigkeit in diesem Lebensraum recht selten, wie z. B. bei *Bathytroctes* (Brauer 1906—08).

Durch Züchtung, zum Teil über mehrere Generationen, hat man nachweisen können, daß die degenerativen Merkmale vieler Höhlenbewohner erblich bedingte Charaktere sind. Sie ändern sich bei Änderung der Umweltbedingungen nicht; auch bei Belichtung bleibt ein Höhlenfisch z. B. melaninlos und blind. Moderne Selektionisten haben die Frage erörtert, ob nicht der Verlust von Pigment und Augen, im Dunkeln unnötigen Bildungen für ihre Träger, einen Situationsvorteil bringen könnte, indem bei dem Nahrungsmangel in den Höhlen auf die Hervorbringung überflüssiger Strukturen verzichtet wird, bzw. die so zur Verfügung gestellten Energien zum Aufbau kompensatorischer Organe verwendet werden. Sicher ist es nicht berechtigt, allgemein von einem Nahrungsmangel in den Höhlen

zu sprechen. Von Höhle zu Höhle und von Tierart zu Tierart dürften die Verhältnisse in der Beziehung sehr verschieden liegen. Höhlen mit Fledermausguano können sogar sehr nahrungsreich sein (Hovasse 1950), dennoch sind die in solchen Höhlen lebenden Tiere blind und unpigmentiert. Gelegentlich fehlen in den Höhlen bestimmte Substanzen, wie z. B. Karotine, was dann zu den eigenartigen Verhältnissen wie bei den *Gammarus pulex* aus den Harzer Bergwerken führt, wovon unten noch zu sprechen sein wird. Vor allem mag aber darauf hingewiesen werden, daß beides, Pigment- und Augenverlust, auch unter ganz anderen Lebensverhältnissen wiederum auftritt, wo von Nahrungsmangel nicht die Rede sein kann: bei den Entoparasiten. Heuts (1951) hat auf Grund seiner Untersuchungen an *Caecobarbus* behauptet, der Augenverlust sei einfach das Ergebnis negativ allometrischen Wachstums der Augen während eines allgemein relativ langsamen Wachstums des einzelnen Individuums, wobei eben dieses langsame Wachstum eine Anpassung an den geringen Nährstoffgehalt der Höhlen im Kongogebiet sein sollte. Doch sind leider in diesem Fall schon die von Heuts auf Grund von Schuppenringen vorgenommenen Wachstums- und Altersbestimmungen durchaus problematisch. Selbst wenn im speziellen Fall des *Caecobarbus geertsii* Heuts' Interpretation zutreffen sollte, hat sie nach Beobachtungen an *Anoptichthys*, der leicht in beliebiger Zahl im Aquarium gezüchtet werden kann, keine allgemeine Gültigkeit (vgl. u. a. Lüling 1953, 1954).

Wir können zunächst nur mit Sewertzoff (1931) feststellen, daß, wie auch sonst im phylogenetischen Geschehen, biologisch nutzlos gewordene Organe der Rückbildung anheimfallen. Sewertzoff kommt es bei seiner Behauptung darauf an, rein deskriptiv den Tatbestand festzuhalten, es liegt ihm fern, daraus Konsequenzen bezüglich der Faktoren zu ziehen, die den degenerativen Prozeß gesteuert haben könnten. Degenerative phyletische Entwicklung ist nun andererseits keine Spezialität von Höhlentieren und ähnlichen blinden und pigmentlos gewordenen Tieren unter ähnlichen ökologischen Verhältnissen. Ganze Tierstämme haben im Vergleich zu ihren Vorfahren eine weitgehende Degradation erfahren, wie die Parasiten, wie ortsgebunden lebende Tiere oder passiv im Pelagial verfrachtete Formen. Trotz dieser allgemeinen Degeneration im Vergleich zum Vorfahren sind solche Tierstämme keineswegs auf dem Weg zum Aussterben, manche von ihnen sind geradezu als besonders erfolgreich und noch heute durchaus im Aufblühen begriffen zu bezeichnen, wie Gruppen parasitischer Würmer, wie die Cirripedien und manche andere. Hinzu kommt noch ein weiterer Punkt, auf den Sewertzoff ebenfalls hinwies: Es gibt kaum eine hochentwickelte und zu mannigfachen Anpassungsleistungen befähigte Tiergruppe, in der nicht neben dem Erwerb neuer Organe die Rückbildung anderer festzustellen ist. Vielfach werden im Verlauf der Phylogenese Organe nicht allein dann rückgebildet, wenn sie biologisch unwichtig geworden sind, sondern auch dann, wenn sie funktionell durch andere ersetzt wurden. Auch dies ist für Sewertzoff nur die Feststellung eines Tatbestandes, aus dem er keine Folgerungen über den Modus dieses Prozesses und die ihn kontrollierenden Faktoren ableiten will. Wenn man sich also mit dem Problem der degenerativen Evolution bei den Cavernicolen befaßt, so kann man hoffen, auf Grund hier gewonnener Ergebnisse zu Fragen Stellung nehmen zu können, die grundsätzlich bei anderen phyletischen Rückbildungsprozessen ähnlich liegen (Kosswig 1944/45).

Über das Alter eines Höhlenbewohners können Angaben nur unter Vorbehalt gemacht werden. In einigen Fällen kann etwas über das Maximalalter ausgesagt werden, ohne daß damit sicher wäre, daß die Besiedlung der Höhle schon so zeitig erfolgt sein müßte. In den Höhlen in San Luis Potosi in Mexiko lebt eine typisch

cavernicole Characidenart, meist als *Anoptichthys* bezeichnet. Nun sind die Characiden eine Familie primärer Süßwasserfische, welche in Südamerika zur Entwicklung kam und erst nach der Ausbildung der mittelamerikanischen Landbrücke im Pliozän nach Nordamerika überwandern konnte. Wann aber die Höhlen Mexikos von dem oberirdisch lebenden Vorfahren dieses Fisches, von *Astyanax mexicanus*, erobert wurden, und wie lange es dauerte, bis sich alle Merkmale eines Troglobionten bei *Anoptichthys* entwickelten, wissen wir nicht. Auch über das genauere Alter des Höhlensystems selbst sind wir leider nicht unterrichtet. Mit einer ähnlichen Situation werden wir auch bezüglich des afrikanischen Höhlenfisches *Caecobarbus* konfrontiert. Er hat zwar, nach unseren bisherigen Kenntnissen, keinen so nahe mit ihm verwandten oberirdischen Vorfahren wie *Anoptichthys*; jedoch kann auch im Falle der Cypriniden Afrikas mit großer Wahrscheinlichkeit als frühestes Datum ihrer Einwanderung nach Afrika von Indien her über eine nordarabisch-syrische Landbrücke das Pliozän angegeben werden. Über den Zeitraum der Ausbildung eines extremen Höhlenfischtypus kann man auch in diesem Fall keine exakteren Aussagen machen, ebensowenig im Fall der *Typhlogarra widdowsoni* im fraglichen Übergangsgebiet, Mesopotamien, selbst. Jedenfalls haben wir es bei den genannten Fischen mit Knochenfischen, einer modernen und in vollem Aufblühen begriffenen Gruppe, zu tun, die uns insgesamt durch ihr relativ geringes phylogenetisches Alter imponiert. Wenn dagegen in einer marinen Höhle auf den Kanaren der Dekapode *Munidopsis* lebt (Harms 1920), so haben wir es hier mit einem der altertümlichsten Vertreter der ganzen Klasse zu tun, welche noch in der Kreide zahlreiche Flachwasserformen stellte, sich aber später, abgesehen von dem Fund auf den Kanaren, in die Tiefsee zurückzog und dort noch in einer kleinen Zahl von Relikten weiterlebt. Jedenfalls kann von einer allgemeinen Regel, daß die „echten", also blinden und pigmentlosen Höhlentiere auf ein besonders hohes phylogenetisches Alter zurücksehen müßten, keine Rede sein. Im Fall der cavernicolen Höhlenfische wird man mit ähnlich niedrigen Zeiträumen rechnen können, wie sie auch bei oberirdisch lebenden Formen genügt haben, um stark voneinander divergente Formen hervorzubringen. Dies scheint unter günstigen Umständen ein Zeitraum von etwa 10000 bis 100000 Jahren zu sein! (Kosswig 1949, Villwock 1958).

Auch einer anderen, gelegentlich ausgesprochenen Vermutung muß noch widersprochen werden: Es ist nicht richtig, daß die im allgemeinen unter sehr konstanten Verhältnissen in den Höhlen lebenden Tiere sich durch eine besondere Stenökie auszeichneten (Stammer 1935). Wir kennen mittlerweile eine ganze Reihe von Troglobionten, die man unter wesentlich andersartigen Temperatur-, Nahrungs- und pH-Bedingungen halten und auch zur Fortpflanzung bringen kann, als sie in den Höhlen herrschen, aus denen die betreffende Form stammt. Es sind offenbar in einer ganzen Reihe von Fällen nicht besonders stenotherme Arten bei Beginn der tertiär-quartären Klimaverschlechterung deswegen in die Höhlen abgewandert, um stenotherm bleiben zu können (wobei zwischen den warmen tertiären oberirdischen und den glazialen unterirdischen Temperaturen sowieso große Unterschiede vorhanden gewesen sein werden), vielmehr waren es besonders euryöke Arten, welche auch Höhlen besiedeln konnten und bei deren heute cavernicolen Nachfahren sich diese Euryökie immer noch gehalten haben kann. Wenn andererseits unter den cavernicolen Käfern sich manche extrem empfindliche stenohygre Gattungen finden, so ist dies wohl auch weniger eine Folge der Anpassung an die hohe Luftfeuchtigkeit in den Höhlen als eine Spezialisation auf der Basis von Verlusten während der Phylogenese, nicht unähnlich dem Verlust der Augen oder des Körperpigments.

2. ZUR ONTOGENESE DEGENERATIVER MERKMALE

Die degenerativen Veränderungen, durch welche ein Höhlenbewohner gegenüber seinen frei lebenden Verwandten und Vorfahren charakterisiert ist, beruhen auf Abwandlungen in der Ontogenese. Wie manifestieren sich diese? SEWERTZOFF (1931) unterscheidet zwei verschiedene Modi, nach denen rückgebildete Organe in der Ontogenese angelegt werden, und zwar 1. Rudimentation und 2. Aphanisie. Im Fall von Rudimentation sollen degenerierte Organe vorliegen, welche auf keiner Stufe der Entwicklung mehr funktionsfähig sind. Ein rudimentiertes Organ im Sinne SEWERTZOFFS ist bereits in seiner ersten Anlage gegenüber derselben Bildung beim nicht degenerierten Vorfahren nur verkleinert vorhanden, aber zu derselben Zeit erscheinend. Eine solche von Anfang an verkleinerte Anlage bleibt dann im Verlauf des weiteren Wachstums des Tieres zurück, und vor allem werden die Endstadien der Ontogenese, welche dieses Organ bis zu seiner Funktionsfähigkeit beim Vorfahren durchlief, beim degenerierten Nachkommen unterdrückt. Höchst mangelhaft ausgebildete Augen bei cavernicolen Käfern oder Landasseln (DE LATTIN 1943) fallen in diese Kategorie. Im Fall von Aphanisie dagegen soll keine negativ archallaktische Verkleinerung der ersten Anlage, dagegen eine eigenartige „negative Anabolie" (Anabolie nach SEWERTZOFF = Hinzufügung weiterer Entwicklungsstadien zum Endstadium der Morphogenese des Vorfahren) vorliegen, durch die nach der Ausbildung eines normalen Organs von normaler Funktion auf weiteren Stadien dessen Rückbildung durchgeführt wird. Vereinzelt kann man für die Augenrückbildung bei Höhlentieren den hier beschriebenen Typus beobachten. Wenn etwa bei *Typhlotriton spelaeus* die Larve noch ein normal gebildetes Auge besitzt, welches nach der Metamorphose einer weitgehenden, aber nicht vollständigen Degeneration unterliegt, so ist die Definition von SEWERTZOFF ± erfüllt (vgl. EIGENMANN 1897, 1900, 1909). In anderen Fällen, wie beim mexikanischen Höhlenfisch, verläuft die erste Entwicklung des Auges nach dem Prinzip der negativen Archallaxis, indem die Augenanlage kleiner ist als beim Vorfahren *Astyanax*. Sodann wird das Wachstum sistiert (vgl. auch LÜLING 1953), degenerative Prozesse setzen ein, die so weit führen sollen (BREDER und GRESSER 1941), daß schließlich der Nervus opticus verschwindet. Ähnliches wurde früher auch für das Auge des nordamerikanischen Höhlenfisches *Amblyopsis* beschrieben (EIGENMANN 1900). Hier erfolgt also keine vollkommene Rückbildung des zunächst rechtzeitig, aber verkleinert angelegten Organs, vielmehr läßt dieses schon von Beginn an Züge von Rudimentation im Sinne SEWERTZOFFS erkennen, ohne daß es bis zur völligen Aphanisie des Organs bei fortschreitender Ontogenese käme. In der positiven Evolution, in deren Verlauf Organe weitere Ausgestaltung und Umänderung im Vergleich zum Vorfahren erfahren, sollen nach SEWERTZOFF neben den Prinzipien der Archallaxis und der Addition von Endstadien noch Deviation auf mittleren ontogenetischen Stadien sowie Acceleration bzw. Retardation in der Entwicklung einer Anlage eine große Rolle spielen. Ein interessantes Beispiel für Deviation lieferte die Untersuchung des rudimentierten Auges von cavernicolen Fledermausparasiten aus der Gattung *Nycteribisca* (SADOGLU 1956). Bei diesem Pupiparen wird statt des Facettenauges ein auf den ersten Blick ganz wie ein Punktauge aussehendes Organ gebildet, das nicht einfach als ein rückgebildetes, vielmehr als ein auf späteren Entwicklungsstadien in eine andere Bahn gelenktes Facettenauge aufzufassen ist. Vorgänge von Retardation im Vergleich zu anderen Prozessen während der Ontogenese lassen sich bei den Cavernicolen in zahlreichen Fällen für das Pigmentierungsmuster nach-

weisen. Das erste Erscheinen von Pigment oder von Pigmentzellen ist ebenso wie die Vollendung des Musters stark verzögert und wird gegebenenfalls während des ganzen individuellen Lebens überhaupt nicht zu Ende geführt.

Schließlich darf nicht vergessen werden, daß in einer Reihe von Fällen das Ausbleiben oder der Eintritt eines bestimmten ontogenetischen Prozesses von der Umwelt in besonderer Weise kontrolliert sein kann: Der Grottenolm ist nur dann bleich und pigmentlos, wenn er im Dunkeln lebt. Grottenolme, in Triest für einige Monate im städtischen Aquarium gehalten (Kosswig 1937b), entwickelten ein tief schwarzes Pigmentmuster, ähnlich dem oberirdisch lebender Molche. Bei diesen Tieren ist also, was ihren Anlagenbestand anbelangt, keine Degeneration eingetreten. Ein typischer Troglobiont wie *Proteus* verhält sich bezüglich seiner Pigmentbildungsfähigkeit so wie andere normalerweise oberirdisch lebende Wirbeltiere. Biese und Pappenheim (1931) beschrieben aus einer Grotte eine fast pigmentlose Forelle, und von mir wurden zwei junge *Leuciscus cephalus* aus der Crna Jama von Postojna beschrieben, welche offenbar längere Zeit in einer unterirdischen Wasseransammlung abgeschlossen geblieben waren und die sich durch eine weitgehende Depigmentierung auszeichneten (Kosswig 1937a). Wir haben keine Veranlassung, im Grottenolm eine Art zu sehen, welche „trotz" des schon generationenlangen Aufenthalts in Höhlen ihre Pigmentbildungsfähigkeit im lamarckistischen Sinne „noch nicht" ganz verloren hat, oder in den jungen Döbeln den Beginn einer phylogenetischen Rückbildungsserie des Pigments. Wir können lediglich feststellen, daß in bestimmten Arten, Trägern recht verschiedenartiger Idiotypen, bestimmte Anlagenkomplexe vorhanden sind, welche spezieller und von uns kontrollierbarer Umweltbedingungen bedürfen, um ein bestimmtes Merkmal hervorzubringen. Über die Art, wie in anderen Fällen eine von der Belichtung ganz unabhängige Depigmentierung bei Höhlentieren erfolgte, geben uns die oben beschriebenen Fälle von umweltabhängiger Pigmentierung keinerlei zufriedenstellende Auskunft.

Ich wurde jedoch durch Herrn Prof. Herre freundlicherweise dahingehend informiert, daß von ihm bei normalem Tageslicht gehaltene Grottenmolche kein Pigment ausbildeten, wie dies für ein Individuum auch von Spandl (1926) beschrieben wurde. Leider ist über die genaue Herkunft der hier verwendeten Olme nichts bekannt. Vielleicht können meine Exemplare einerseits und die Herres andererseits aber als Beispiel für das Evolutionsprinzip herangezogen werden, welches Baldwin schon 1900 aufdeckte. Nach Baldwin soll — modern ausgedrückt — zunächst nur im Rahmen der ererbten Reaktionsnorm ein Merkmal eine veränderte Ausbildung erfahren, wenn sich die Umwelt ändert; später soll dann durch einen zufällig erfolgenden mutativen Vorgang das veränderte oder ausgefallene Merkmal, nunmehr erblich bedingt, nicht mehr auftreten können, auch wenn der modifizierende Umwelteinfluß wegfällt. Oben wurde schon auf die *Gammarus-pulex*-Population in Harzer Bergwerksstollen hingewiesen. Diese Population, in welcher Mühlmann (1938, 1942) eine Verlängerung bzw. eine Vermehrung der Gliederzahl der Antennen im Vergleich zu einer oberirdisch lebenden Population feststellen konnte, wurde schon im vergangenen Jahrhundert durch Schneider (1885) beschrieben. Sie ist ± pigmentlos. Als Mühlmann die Tiere aber in Braunschweig bei Tageslicht im Aquarium hielt, bemerkte er binnen kurzer Frist eine Umfärbung praktisch aller mitgebrachten Tiere. In diesem Fall war es offenbar nicht der Lichtreiz, der die Pigmentierung auslöste, wie es offenbar bei den Triester Olmen der Fall war, sondern die in den mit Pflanzen besetzten und belichteten Aquarien reichlich vorhandenen Karotine, welche im unterirdischen

Bereich der Höhlen nicht vorhanden waren, da sie offenbar einer besonders schnellen Zersetzung unterliegen. Dafür war etwas anderes an diesen Bergwerksgammariden sehr bemerkenswert: Während im allgemeinen *Gammarus pulex* oberirdisch graubraun bis olivenfarbig aussieht, nahmen die meisten der ursprünglich unpigmentierten Gammari aus dem Bergwerk ganz eigenartige Farben an: manche wurden leuchtend rot oder violettbraun, andere blau. Anders (1956) hat später nachweisen können, daß es sich bei diesen, am natürlichen Fundort unbemerkt bleibenden Färbungen um durch mendelnde Gene bedingte Typen handelt, deren Entstehung oder zum mindesten Anreicherung in den Bergwerksstollen selbst erfolgt sein muß. Das Fehlen von Karotinen dortselbst aber hindert die Manifestation der Mutate, die wahrscheinlich in oberirdischen Populationen dank der auffälligen, durch sie hervorgebrachten Farbtypen einen negativen Selektionswert haben.

3. PRÄADAPTIONEN FÜR DEN ÜBERGANG IN SUBTERRANE RÄUME

Wie erfolgt der Übergang zum Höhlenleben? Bei vielen Cavernicolen mit mariner Verwandtschaft wird man sich vorstellen können, daß sie bereits Bewohner submariner Höhlen waren, als diese als Ergebnis geologischer Prozesse aus dem Meer gehoben wurden. Dies erscheint sehr wahrscheinlich für troglobionte Cirolaniden und andere Asseln mit mariner Verwandtschaft, deren Biotope auch heute vielfach noch in Meeresnähe gelegen sind. Der oben erwähnte Dekapode *Munidopsis* lebt ja heute noch so, wie wir es von den genannten Asseln anzunehmen bereit sind. Auch die blinden Höhlenfische aus der Familie der *Brotulidae* in Yukatan und auf Cuba dürften passiv in die heute vom Meer getrennten Höhlen verfrachtet worden sein. Die ganze Familie ist sonst rein marin, es gibt in ihr viele blinde oder sehr kleinäugige Arten, so daß es gut vorstellbar ist, daß die yukatanischen und kubanischen Arten oder deren Vorfahren zunächst in submarinen Höhlen lebten (Kosswig 1934). Ein nicht unbeträchtlicher Teil von Höhlenbewohnern lebt wahrscheinlich mehr zufällig auch in Höhlen, während sein eigentlicher Lebensraum Spalten im Erdreich oder im Grundwasser sind. Eine Abgrenzung solcher subterraner Biotope gegen Höhlen ist ja überhaupt arbiträr, ändert aber nichts an der uns hier beschäftigenden Frage nach der Herkunft der Höhlenfauna und ihrer Merkmale. In anderen Fällen mag die vorübergehende oder auch dauernde Besetzung einer Höhle zufällig in dem Sinne erfolgt sein, wie wir dies bei den eigentlich trogloxenen Fischen oben erwähnten, die wahrscheinlich bei einem Hochwasser in die Höhlen vertragen wurden. Ob und wie oft auf diese Weise ein zu echten Höhlentieren führender phylogenetischer Prozeß gestartet wurde, muß dahingestellt bleiben. Vielfach aber kann man beobachten, daß die oberirdisch lebenden Verwandten von Höhlentieren bereits Dunkelheit oder Feuchtigkeit bevorzugende Tiere sind (Kosswig 1948). Solchen Formen muß natürlich der freiwillige wie der erzwungene Aufenthalt in Höhlen vom Gesichtspunkt der Anpassung an die Bedingungen in Höhlen leichter fallen als anderen, bei denen entsprechende Präadaptationen (Cuénot 1932) nicht vorhanden sind. Erinnert sei hier nur an die große Zahl von Isopoden unter den echten Höhlentieren. Zahlreiche oberirdisch lebende Asseln, besonders unter den auch in Höhlen reich vertretenen Trichonisciden, sind unter Steinen, im dichten Moos, an feuchten und dunklen Stellen zu finden. Bei größerer Trockenheit ist ihr Rückzug in Höhlen leicht begreiflich, wie dies offenbar in vielen systematischen Gruppen der Isopoden getan

worden ist. Noch heute kennen wir eine ganze Reihe von „Übergangsformen" zwischen „echten", blinden und ganz depigmentierten Höhlentieren unter den Asseln und solchen, deren Facettenzahl stark rückgebildet ist (*Typhlarmadillidium*) oder deren Pigment völlig reduziert wurde, oder bei denen das normale dunkle Omminpigment der Chromatophoren wie das der Augen durch ein leuchtend rotes Pigment ersetzt wurde. Solche Höhlentiere „in statu nascendi" leben entweder noch tief in der Erde oder unter großen Steinen oder bereits weit im Inneren von Höhlen. In anderen Fällen sind nicht alle Individuen einer solchen Form einheitlich und nur nicht mehr so intensiv gefärbt wie ihre oberirdisch lebenden Verwandten, vielmehr kann man unter den „jüngeren" Höhlenbewohnern sehr zahlreiche Fälle einer großen Variabilität im Augenbau oder in der Pigmentierung treffen, Fälle, die im Zusammenhang mit der später zu erörternden Frage nach den bewirkenden Faktoren noch besondere Erwähnung finden werden. Unter den cavernicolen Knochenfischen ist es ganz auffällig, daß es gerade solche Familien sind, in denen viele Arten oder Gattungen auch oberirdisch Grundbewohner sind, die das größte Kontingent an Höhlenbewohnern liefern. Das gilt für die nordamerikanischen Amblyopsiden, deren oberirdische Repräsentanten lichtscheu leben; das gilt für die Cypriniden, die in Asien und in Afrika Höhlenformen hervorgebracht haben: die Karpfenähnlichen sind in vielen ihrer phyletischen Serien Bodenfische. Auch die Gobiiden, welche durch ihren Körperbau sich überwiegend als Bodenfische erweisen, und die ihnen nahe stehenden Eleotriden haben marine und Süßwasser bewohnende Höhlenfische hervorgebracht. Die Siluriformes, meist kleinäugige Grundfische mit wohlentwickelten Tastorganen, stellen die größte Menge von Höhlenfischen in vier Kontinenten (Nord- und Südamerika, Asien, Afrika). Aber selbst die Characiden, unter ihnen die Gattung *Astyanax*, typische Augenfische, haben einen stark reduzierten Höhlenfisch, *Anoptichthys*, hervorgebracht.

4. BEWIRKENDE FAKTOREN

Die konvergente Degeneration von Augen- und Körperpigment bei typischen Cavernicolen führt naturgemäß zu der Frage nach den bewirkenden Faktoren dieses Prozesses. Wir haben keinerlei Veranlassung, das Prinzip von LAMARCK als in diesem Falle gültig zu betrachten, nachdem alle übrigen Versuche, durch die der Beweis für das Erblichwerden im individuellen Leben erworbener Eigenschaften nicht die entsprechenden Resultate brachten. Oben wurde bereits kurz erwähnt, daß auch einige von selektionistischer Seite vorgebrachte Argumente nicht recht befriedigen können, wenn es sich um die Erklärung für das Entstehen phyletischer Regression handelt. 1. Es gibt eine Reihe von Höhlenbewohnern, bei denen, soweit für uns erkennbar, keine kompensatorischen Strukturen funktionell die Aufgabe der verlorengegangenen Augen ersetzen könnten. 2. Die Begründung für den Verlust von Augen und Pigment in der Annahme, daß deren Rückbildung bei dem in den Höhlen herrschenden Nahrungsmangel Anpassungswert besäße, kann mit dem Hinweis auf Parasiten zurückgewiesen werden. Zahlreiche Entoparasiten leben in dunklen Hohlräumen des Körpers ihrer Wirte; auch bei ihnen, die in einem Nahrungsbrei schwimmen, werden Pigment und Augen rückgebildet. 3. Auch gegen die Annahme von HEUTS, die den Verlust der Augen als ein Ergebnis negativen allometrischen Wachstums betrachtet, bestehen solange Bedenken, als die Angaben über die Altersbestimmung von *Caecobarbus* in Zweifel gezogen werden müssen.

So bliebe also als eine weitere Erklärungsmöglichkeit nur das Prinzip von Baldwin, nach dem unter dem Deckmantel eines bereits erfolgten Modifikats zufällig eine in gleicher Richtung gehende Mutation das im Phänotypus bereits Realisierte erblich festlegt. Eine solche Interpretation mag in Einzelfällen richtig sein. Ob ihr allgemeiner Erklärungswert zukommt, muß bezweifelt werden. Darwin (1872), der im Falle der phyletischen Reduktion der Organe dem Prinzip des Nichtgebrauchs noch wesentliche Bedeutung zuschreiben konnte, bemerkt, daß daneben durch das Fehlen von Selektion ebenfalls eine Reduktion eingeleitet und weitergeführt werden kann. Er sagt dazu: „Natural selection, it should never be forgotten, can act solely through and for the advantage of each being. Rudimentary parts, as it is generally admitted, are apt to be highly variable. We shall have to recur to this subject; and I will here only add that their variability seems to result from their uselessness, and consequently from natural selection having had no power to check deviations in their structure." Und an einer späteren Stelle des „Origin of Species" erklärt er nochmals: „Organs, originally formed by the aid of natural selection, when rendered useless may well be variable, for their variations can no longer be checked by natural selection." Ein Gesichtspunkt, der bei den heutigen Anhängern des Darwinismus nur eine untergeordnete Rolle spielt, daß als Ergebnis fehlender Selektion morphologische oder physiologische Veränderungen während der Phylogenese erfolgen können, tritt in der Auffassung von Darwin selbst deutlich hervor. Für die Richtigkeit von Darwins Gedanken spricht eine Reihe von Tatsachen. Man kann zunächst bei solchen Formen, welche offensichtlich erst im Begriff sind, die Merkmale von Höhlentieren anzunehmen, gelegentlich beobachten, daß die ersten Rückbildungsvorgänge an den Augen noch keineswegs in einer Reduktion des Organs, sondern in erster Linie auf einer gestörten Korrelation im Verlauf der ontogenetischen Ausbildung des Auges beruhen. An offenbar jungen cavernicolen Populationen von *Asellus aquaticus* wurde bereits vor längerer Zeit (C. und L. Kosswig 1940) hierauf hingewiesen. Bei Wasserasseln aus istrianischen Höhlen kann eine enorme Variabilität beobachtet werden, die sich bei einer Reihe der Individuen nur dadurch äußert, daß die Kristallkörper eine anomale Lage haben oder die normalerweise typische Unterteilung der Augenanlage in vier wohl voneinander abgesetzte Ommatidien unterbleibt. In einer ganzen Reihe von Fällen konnten an dem offenbar nicht mehr funktionstüchtigen Auge als weiteres Ergebnis gestörter Korrelation eine Vermehrung der Zahl der Kristallkörper festgestellt werden. Auf weiter fortgeschrittenen degenerativen Stadien, die man teilweise in derselben Population beobachten kann, gehen die Reduktionsprozesse weiter, indem z. B. die Augenanlage nicht mehr unterteilt wird oder die Kristallkörperbildung ausfällt oder der Nervus opticus seine typische histologische Differenzierung nicht mehr erfährt. In extremen Fällen kann dann schließlich das Auge so weit reduziert sein, daß lediglich ein Komplex von Zellen ohne einen Augennerv dem Gehirn direkt angelagert wird. Bei natürlichen degenerativen Prozessen wird also offenbar nicht das zu reduzierende Organ mit einem Mal rückgebildet, sondern als Ergebnis aufeinander gefügter einzelner kleiner erblicher Veränderungen erfolgt ein stärkerer Abbau allmählich.

Damit gelangen wir zu einem äußerst wichtigen Punkt für die Interpretation phyletisch-degenerativer Prozesse:

Einerseits ist aus vielen experimentellen Erfahrungen in Kreuzungsversuchen bekannt, daß eine Eigenschaft in der Regel nicht auf einem oder wenigen Genen beruht, sondern daß sich vielmehr am Aufbau einer Struktur, selbst noch ihrer Einzelteile, eine große Zahl von Genen beteiligt, jedes von ihnen mit einem ver-

gleichsweise nur geringen phänotypischen Effekt. Erst durch die Summierung ± gleichsinnig wirkender zahlreicher Gene, von denen jedes einzelne nur von geringer Wirkung ist, entstehen „große" Unterschiede, durch die natürliche Formen voneinander unterschieden sein können. Baur (1932) hat schon vor Jahrzehnten darauf hingewiesen, daß einzelnen „Kleinmutationen" in der Evolution wahrscheinlich noch keine besondere adaptive Bedeutung, also positiver Selektionswert, zuzukommen braucht, weil die durch eine Kleinmutation im Phänotypus verursachte Änderung sich noch durchaus im Rahmen des Physiologischen halten kann, d. h. keine größere Änderung hervorbringt, als sie der unmutierte Genotypus allein auf Grund seiner Reaktionsnorm auch erlauben würde. Mit anderen Worten: Verschiebung z. B. des Aufblühens um mehrere Tage kann in kühleren Klimaten bei einem gegebenen Genotyp in Beantwortung des Außenreizes auf rein modifikatorischer Basis möglich sein; eine einzelne Kleinmutation verschiebt den ersten Blühtermin auch nur um wenige Tage, leistet also bei kühlen Klimaten dasselbe, was die ursprüngliche, unmutierte und genotypisch bedingte Reaktionsnorm auch gestattete. Ein einzelnes Kleinmutat hinkt also gleichsam hinter dem modifikatorisch bedingten Anpassungsvorgang hinterher. Hier findet die Kleinmutationstheorie der Evolution ihren Anschluß an Baldwins (s. oben S. 501) Vorstellungen. Wichtiger aber ist, daß ein Kleinmutat, einmal in eine Population eingegangen, mit anderen zu ihm nicht allelen Kleinmutaten durch Rekombination in einer panmiktischen Population kombiniert werden kann. Derartige Neukombinationen, in denen sich einzelne kleine Verschiedenheiten durch Summierung im Phänotyp verstärken lassen, bilden das Material für die weitere phyletische Entwicklung (Kosswig 1946/47). Gegebenenfalls erweist sich eine oder einige der vielen möglichen Kombinationen in loco als dem Ausgangstypus überlegen oder als präadaptiert für die Eroberung eines andersartig beschaffenen Biotops.

Andererseits ist es eine wohlbekannte Tatsache, daß die Verschiebung der Häufigkeit eines Allels in einer Population während Generationsfolgen nicht immer die Folge von Selektionsprozessen sein muß. Vielmehr gibt es auch Zufallsmechanismen, welche die Genfrequenzen verschieben. Wenn in einer zahlenmäßig kleinen Population ein Allel häufiger wird, dann kann dies darauf beruhen, daß ein selektionistisch neutrales Allel zufällig häufiger als es seiner Frequenz in den Ausgangspopulationen entsprach sich am Aufbau der folgenden Generation beteiligt. Es ist also denkbar, daß z. B. Verringerung oder Verlust des Pigments oder Verkleinerung oder Degeneration des Auges oder bestimmter seiner Teile dem Höhlenbewohner keinen Selektionsvorteil bringen, sondern als Verluste, die unter den waltenden Umweltbedingungen erträglich sind, erhalten bleiben. Das Homozygotwerden für einen solchen selektionistisch neutralen, degenerativen Charakter kann also die Folge zufälliger Elimination von Genen sein, die den oberirdischen Normaltyp hervorbrachten (Remane 1959). Höhlen, die ich aus eigener Anschauung kenne, sind besonders im Fall von Wassertieren dem Eingreifen von Zufallsmechanismen bei der Verschiebung von Genfrequenzen äußerst günstig. Im Lauf der unterirdischen Poik bei Postojna (Adelsberg) leben besonders variable Populationen von *Asellus aquaticus* in der Crna Jama (Schwarze Grotte; diese Population wurde durch Senkung des Wasserstandes inzwischen völlig vernichtet, wie mir Prof. de Lattin mitteilte) und in der Planinahöhle. Während des Niedrigwassers im Sommer und Herbst bleiben nur an vereinzelten Stellen kleine Wasserpfützen, oft von wenigen Zentimeter Tiefe, übrig, in denen sich einige wenige Wasserasseln aufhalten. Eine solche Zersplitterung in Kleinstpopulationen ist gewiß einer zufälligen Verschiebung der Genfrequenzen äußerst günstig, insbeson-

dere, weil im Flußlauf selbst zurückgebliebene Individuen dem Fraß durch Räuber ausgesetzt sind, wie *Proteus*, *Troglocaris* usw. Da nun das Ergebnis der meisten Mutationsprozesse Kleinmutate sind, kann damit gerechnet werden, daß nicht nur durch selektive Begünstigung, sondern auch durch zufällige Summierung von „neutralen" Genen spezialisierte, depigmentierte und blinde Cavernicole entstehen. Darwin selbst hat, wie später (vgl. S. 507) noch darzulegen sein wird, dem Gedanken des Erhaltenbleibens von degenerativen Merkmalen als Folge fehlender Selektion eine große Bedeutung zugemessen.

Dobzhansky (1954, 1956) hat auf einen wichtigen Unterschied zwischen mikroevolutorischen und meso- bzw. makroevolutorischen Prozessen hingewiesen. Er nennt Evolution auf der Ebene mikroevolutionärer Prozesse deterministisch: Auf dieser Ebene sind Träger bestimmter Genotypen unter den Gründern einer Population vorhanden, oder es entstehen durch Mutation weitere neue Genotypen in einer solchen Population, von denen manche in bestimmten Umwelten sich stärker vermehren als andere. Grundsätzlich ist auf dieser Stufe die Situation noch reversibel, da eine kleine Zahl von Allelen, eventuell nur ein Paar, dabei mitwirken. Dobzhansky fährt dann fort: Wenn der Evolutionsvorgang jedoch die meso- oder makroevolutorische Stufe erreicht, bleiben zwar Mutation, Genrekombination, als Folge der Sexualität, und Selektion durchaus wirksam. Auf diesen Stufen aber ist es die historische Reihenfolge und die Ordnung in der Anreicherung der genetischen Veränderungen, welche allmählich immer wichtiger wird. Die Evolution wird mehr und mehr „schöpferisch", als sie aufhört, in erster Linie ein physiologischer Prozeß der Anpassung zu sein und sich zu einem historischen Ereignis auswächst. Bei der Bildung einer bestimmten Außenbedingungen im Jahreswechsel angepaßten Population von *Drosophila* haben wir mikroevolutorische Prozesse vor uns. Mit einem vielleicht vor Tausenden von Generationen eingeleiteten Prozeß der Bildung eines Troglobionten ist ein historischer Vorgang im Ablauf. Aus dem Reichtum anfänglich vorhandener Genotypen hat sich als Ergebnis fehlenden Selektionsdrucks aus bestimmter Richtung ein Gensystem unter Mutationsprozessen herausgebildet, welches für uns sichtbar zu einer blinden und pigmentlosen Form führt. Jeder auf diesem Weg erlaubte richtungslose Mutationsschritt mußte so beschaffen sein, daß er unter den gegebenen Umweltbedingungen die Lebensfähigkeit bestimmter seiner Träger gestattete, denn insbesondere bei höheren Tieren ist jeder Genotyp ein in komplizierter Weise integriertes System, dank der Polygenie jedes Merkmals und dank der Pleiotropie vieler oder aller seiner Gene. Daraus mag es verständlich werden, daß in höheren Tieren so viele nicht mehr funktionsfähige Rudimente bis heute erhalten blieben, so bei den meisten Cavernicolen noch Augenreste. Sie sind im Rahmen des adaptiven Umbaus integrierter Genotypen übriggebliebene Reste des Entwicklungsganges eines mit Augen versehenen Vorfahren eben deswegen, weil dieser Umbau bei der engen Verknüpfung vieler ontogenetischer Einzelereignisse nicht mit einem Schnitt vollzogen werden konnte, ohne die Lebensfähigkeit der Mutante unmöglich zu machen (Kosswig 1959). Aus dem Gesagten ergibt sich, daß ein meso- oder makroevolutorischer Prozeß nicht reversibel sein kann, da es völlig unwahrscheinlich ist, daß die zahlreichen Mutationsvorgänge — selbst ceteris paribus — noch dazu in der entsprechenden Reihenfolge rückgängig gemacht werden könnten. Daraus ergibt sich aber auch weiterhin, daß selbst in den wenigen günstigen Fällen, in denen wir die genotypischen Unterschiede zwischen Vorfahren und degenerierten Nachkommen noch wenigstens teilweise zu analysieren vermögen, unsere Erkenntnisse beschränkt bleiben müssen. Denn wir prüfen uns heute zur

Untersuchung, z. B. Kreuzung, zur Verfügung stehende Genotypenträger. So wird das Bild von einem bestimmten historischen Geschehen, welches wir entwerfen können, stets unter dem Mangel leiden, daß wir aus der Periode seines bisherigen Ablaufs nicht über Dokumente verfügen. Dennoch scheint eine solche Untersuchung deswegen lohnend, weil sie eine Prüfung zuläßt, ob die Arbeitshypothesen, mit denen wir starteten, in den experimentell erzielten Ergebnissen eine Stütze finden.

5. DIE VARIABILITÄT FÜR DEGENERATIVE MERKMALE UND DEREN GENETISCHE ANALYSE

Ein Studium der einschlägigen Literatur über Höhlenbewohner zeigt nun, daß ganz im Sinne Darwins in einer außerordentlich großen Zahl von Fällen in den verschiedensten Tiergruppen Variabilität für die in Degeneration begriffenen Merkmale immer wieder beschrieben wird. In manchen Beispielen, wie dem oben erwähnten *Asellus aquaticus*, sind es in erster Linie die Augen, welche durch ihre große Verschiedenheit bei den einzelnen Individuen der gleichen Population beeindrucken. In anderen ist bei einer weit fortgeschrittenen Degeneration der Augen bei allen Individuen der Population die Variabilität in erster Linie am Pigmentierungsgrad zu erkennen, wie dies bei den kubanischen Höhlenfischen *Stygicola* und *Lucifuga* (Kosswig 1934) oder bei dem brasilianischen Wels *Pimelodella kronei* (Pavan 1946) beschrieben wurde. Einige der Populationen von *Asellus aquaticus* zeigen übrigens auch eine starke Variabilität bezüglich der Pigmentierung. Am gleichen Fundort treten neben normal gefärbten Individuen andere auf, bei denen das Pigment des Körpers mehr oder weniger weit, bei einigen bis zum völligen Verlust rückgebildet sein kann. Die Reduktion des Körperpigments zeigt dabei eine interessante Parallelität zu der des Augenfarbstoffes. Neben normalen, schwarzen Augen treten andere auf, bei denen der Farbstoff violett in verschiedenen Farbtönen oder auch leuchtend rot sein kann. Schließlich gibt es Individuen mit einer nur reduzierten Pigmentmenge im Auge und andere, denen Farbstoff völlig fehlt. Bei *Asellus* geht die Parallelität der Reduktionsvorgänge noch einen Schritt weiter, indem nur bereits am Körper weitgehend aufgehellte Exemplare auch in den Augen kein Pigment mehr besitzen, und deformierte Augen treten schließlich nur unter pigmentlosen Individuen auf. Nach Ergebnissen an *Anoptichthys* aus mexikanischen Höhlen wissen wir jetzt aber, daß eine solche parallele Reduktion von Augen- und Körperpigment und Rückbildung der Augen selbst nicht korreliert auftreten muß (Sadoglu 1957). Bei dem genannten Fisch gibt es, genetisch bedingt, z. B. auch die Kombination blind und pigmentiert als Rekombination nach entsprechender Kreuzung.

Untersuchungen sowohl an *Anoptichthys* als auch an *Asellus* haben nun allerdings eine weitere Besonderheit ergeben: Bei beiden Arten liegen in den Flußsystemen, in denen sie leben, Kline vor. In der Nähe des Ausflusses eines unterirdischen Flusses in den Rio Tampaon bei dem mexikanischen Höhlenfisch und in der Nähe des Eintritts der Piuca in das Höhlensystem von Postojna leben besonders variable Populationen. Bei *Asellus* wird eine weitere variable Population noch relativ weit innerhalb der Höhlen, in der Crna Jama, gefunden. Bei dem mexikanischen Höhlenfisch beobachteten die Fänger im Jahre 1936 in einem bestimmten Tümpel nahe dem Ausfluß nur blinde und unpigmentierte Fische. In späteren Jahren jedoch wurden in demselben Tümpel neben dem eigentlichen Höhlenfischtypus alle möglichen Übergangsstufen zum normalen oberirdisch

lebenden, pigmentierten und großäugigen Flußfisch, *Astyanax*, festgestellt (Breder 1943). Dies muß den Verdacht erregen, daß die Variabilität derartiger Populationen nicht auf erblichen Veränderungen beruht, welche, wenn die Population sich selbst überlassen ist, allmählich zum Homozygotwerden für die degenerativen Charaktere führt; vielmehr muß mit der Wahrscheinlichkeit gerechnet werden, daß die Variabilität gerade im Grenzgebiet zwischen Höhle und oberirdischem Bereich auf Kreuzungen und späteren Aufspaltungen und Genrekombinationen von Bastardnachkommen zwischen dem normalen oberirdischen Vorfahren und einer von ihm abgeleiteten blinden und pigmentlosen cavernicolen Sippe entstand. Selbst wenn es im Einzelfall schwer ist, eine Entscheidung zu treffen, ob eine variable Population noch auf dem Wege zum „echten" Höhlentier ist oder ob sie das Ergebnis einer sekundären Bastardierung war, sind die Fälle dieser bunt zusammengesetzten Populationen von höchstem deszendenztheoretischen Interesse. Sie bieten einen Einblick in den Weg, der zur Akkumulation degenerativer Gene führen wird bzw. früher führte, und zeigen, daß bei der Hervorbringung der reduzierten Organe zahlreiche Gene beteiligt sind, wie man aus der Mannigfaltigkeit der Phänotypen schließen kann, die durch Rekombinationen entstanden sein müssen.

Falls es sich bei den sehr variablen natürlichen Populationen von *Anoptichthys* in der Cueva Chica um Bastardnachkommen zwischen einer stärker dem Höhlenleben „angepaßten" Form und dem oberirdischen Flußfisch handeln sollte — und vieles spricht dafür —, können wir die von meiner Mitarbeiterin, Fräulein Dr. Sadoglu, erzielten F_2-Bastarde direkt mit ersteren vergleichen. Zwar gibt uns eine Untersuchung solcher Bastardnachkommen keine Auskunft über die Reihenfolge, in der früher einmal die degenerativen Merkmale der Höhlenfische allmählich angereichert wurden, dafür erfahren wir aber eine Menge über die ungefähre Anzahl der beteiligten Gene und gegebenenfalls in späteren Untersuchungen auch einiges über die entwicklungsphysiologische Situation bei der Hervorbringung der degenerierten wie der normalen Merkmale während der Ontogenese. Von den Chicafischen wurden im Jahre ihrer Entdeckung, 1936, und ebenso bei einem späteren Besuch nur blinde und weitgehend depigmentierte Individuen gefunden. Ob es damals in dem besuchten Tümpel tatsächlich nur diesen Typus gab oder ob bei schnellem Fang die geäugten Tiere, die dem Licht der Höhlenlampe auswichen, nur nicht gesehen wurden, entzieht sich unserer Kenntnis. Als Breder mit seinen Mitarbeitern bei einem weiteren Besuch die Höhle genauer erforschte, konnte er auch nur bei entsprechenden Vorsichtsmaßnahmen die geäugten Tiere erbeuten. Unvollständiges Sammeln hat schon so oft zu falschen Schlüssen geführt: Als im Grande duomo in Postojna nur wenige Exemplare gesammelt worden waren, war der Sammler beeindruckt von dem allmählich beim Eindringen in das Innere der Höhle immer stärkeren Pigmentverlust der Wasserasseln. Planmäßiger Fang von vielen Exemplaren zeigte dann bald, daß an ein und derselben Stelle zahlreiche verschiedene degenerative Typen direkt nebeneinander und mit normalen Individuen unter dem gleichen Stein gesammelt werden konnten. Lediglich konnte ein Gefälle insofern beobachtet werden, als eine Individuengruppe näher zum Höhleneingang in etwas größerer Zahl normale Individuen enthielt als eine andere, etwas weiter hinten im gleichen Höhlenraum lebende zweite Gruppe. Ähnliches wurde auch in der Cueva Chica beobachtet, wo der Teich 2, am weitesten vom oberirdischen Rio Tampaon entfernt, mehr pigmentlose und blinde Exemplare aufwies als die beiden anderen Tümpel.

Sadoglu (1957) standen für ihre Kreuzungsversuche Exemplare von *Astyanax mexicanus*, dem Flußfisch, mit vollem Körperpigment und wohlentwickelten

Augen zur Verfügung sowie blinde und pigmentlose Exemplare aus drei Höhlen, aus La Chica, aus Sabinos und aus der Cueva de Pachon. Letztere Höhle liegt in dem unterirdischen Höhlensystem in der Luftlinie etwa 50 Meilen vom oberirdischen Rio Tampaon entfernt, während Chica und Sabinos einander ziemlich nahe liegen. Von weiteren Fundorten des *Anoptichthys*, Arroya und Tinaya, standen Sadoglu keine lebenden Exemplare zur Verfügung. Die von Sadoglu benutzten Fische waren sämtlich pigmentlos und blind. Daß sie genotypisch nicht einheitlich waren, ergab die Analyse schon der F_1-, erst recht die der F_2-Generationen. In Arroya kommen neben pigmentlosen Fischen auch noch etwas düster (dusky) gefärbte Fische vor, welche bei Belichtung sogar noch etwas mehr Pigment bilden sollen. Sie sind aber ebenfalls blind. Interessanterweise erhielt Sadoglu einige etwas düster angefärbte Fische nach Kreuzung von Sabinos- und Chica-Tieren in der F_2, woraus die Autorin auf einzelne, in den depigmentierten Populationen mitgeschleppte Gene für Melaninbildung schloß, die, in der F_2 gelegentlich summiert, schwach pigmentierte Nachkommen verursachen. Ich habe bei der Vermehrung des hier in Deutschland im Handel befindlichen Chica-Stammes, andere Provenienzen sind niemals nach Europa gekommen, in einer Paarung neben typisch depigmentierten Nachkommen auch eine Anzahl schwach pigmentierter Fische erhalten. Ob es sich auch hier um lange mitgeschleppte und als Ergebnis von Inzucht schließlich rekombinierte Farbgene handelt oder ob durch Mutation ein Farbgen neu entstand, kann nicht entschieden werden.

Sadoglu fand, daß die F_1-Bastarde aus dem Flußfisch und einem Höhlenfisch vollkommen fertil waren. Vom genetischen Standpunkt besteht also keinerlei Notwendigkeit, eine Gattung *Anoptichthys* neben *Astyanax* anzuerkennen, vielmehr verhalten sich die Höhlenfische so, als wenn es sich lediglich um lokale, stark differenzierte Populationen des oberirdisch weit verbreiteten *Astyanax mexicanus* handelte. Reziproke Kreuzungen zwischen Flußfischen und der Höhlenform liefern durchaus gleich beschaffene Phänotypen in F_1. Es bestehen also zwischen den Elternformen keine plasmatischen Unterschiede. In der Intensität der Melaninfärbung bestehen keine klaren Unterschiede zwischen den Bastarden aus den verschiedenen Kreuzungen, solche manifestieren sich aber sehr deutlich bezüglich der Augengröße der F_1-Bastarde. Je nachdem, ob der Höhlenfisch, der in der betreffenden Kreuzung verwendet wurde, aus Chica, aus Sabinos oder aus Pachon stammte, war der durchschnittliche Augendurchmesser der F_1-Bastarde verschieden groß. Zwar sind nicht alle F_1-Tiere derselben Kreuzung durch gleich große Augen charakterisierbar, vielmehr gibt es stets eine gewisse Variationsbreite der Augengröße. Die Streuung ist dabei bei Chica-Bastarden deutlich größer als bei den Bastarden zwischen Flußfisch und Sabinos- bzw. Pachon-Tieren. Im Durchschnitt sind die Augen der Bastarde mit Pachon, der am weitesten vom oberirdischen Fluß entfernten Höhle, am kleinsten, dann folgen Sabinos und schließlich Chica mit größeren Augen in F_1. Hieraus kann geschlossen werden, daß die Zahl degenerativer Gene, über die die Pachon-Population verfügt, größer ist als die in Chica. Die Untersuchung der F_2-Generationen bestätigt die Richtigkeit dieses Schlusses durchaus: Die größte Zahl blinder und depigmentierter Tiere spaltet in der F_2 mit Pachon heraus, etwas geringer ist die Zahl in F_2 mit Sabinos und am kleinsten in der mit Chica. Im übrigen fällt auf, daß sich in der Pachon F_2 viele Fische finden, die ihrem Aussehen nach an Chica-Tiere erinnern. Die Aufspaltung für die Pigmentierungsgene erfolgt mehr oder minder deutlich im Rahmen eines Systems additiv polymerer Gene. Anders und komplizierter liegen die Verhältnisse für die Gene, welche die Degeneration des Auges beeinflussen. Es

hat den Anschein, daß es zunächst mehrere Gene gibt, welche auf die Größe der Augenanlage Einfluß nehmen. Andere wieder kontrollieren die Größe der Linse und der Pupillaröffnung, weitere vielleicht den Grad, bis zu dem das Auge bei fortschreitendem Wachstum des Jungfisches nach innen, in die Orbitalhöhle, verlagert wird. Während bei *Asellus* rudimentierte Augen nur dann auftraten, wenn das Individuum kein Augenpigment mehr bilden konnte und auch nur relativ wenig Körperpigment besaß, herrscht bei den F_2-Bastarden in SADOGLUS Kreuzungen weitgehend freie Kombinierbarkeit von Pigmentierungs- und Augengenen, so daß neben vielen anderen Formen auch weitgehend pigmentierte, aber blinde und pigmentlose Fische mit wohlentwickelten Augen erhalten werden konnten. Da es völlig unwahrscheinlich ist, daß alle die vielen degenerativen Einzelgene schon vor der Eroberung der Höhle durch den Vorfahren der heutigen *Anoptichthys* erworben wurden, ist anzunehmen, daß sie größtenteils nach dem Übergang in die Dunkelheit durch Mutation entstanden und zum mindesten erst dort homozygot auftreten konnten, während oberirdisch solche rudimentierten Tiere schnell ausgerottet worden wären. Sehr eigenartig ist auch noch folgendes: Nur in der am weitesten innerhalb des Höhlensystems lebenden Population von Pachon konnte SADOGLU die Existenz eines Albinogens nachweisen. In der F_2 mit Flußfischen spalteten unter 1065 Individuen 278, das sind 26%, Albinos heraus. Unter den pigmentlosen Pachon-Fischen gibt es offenbar solche, welche zusätzlich auch noch ein einfach mendelndes Gen enthalten, welches jede Melaninbildung, auch in den Augen, unterdrückt. Da nun aber bei den Pachon-Fischen die Augen sowieso sehr stark reduziert sind und als kleine Zysten weit im Innern der Orbitalhöhle liegen, kann man wenigstens an den erwachsenen Fischen überhaupt nichts mehr von der Anwesenheit des Albinogens feststellen, zumal ja die Pachon-Tiere auch die sind, welche die größte Zahl von Genen für Pigmentreduktion enthalten, also auch ohne Mitwirkung des Albinogens albinoid sind. Man könnte geneigt sein, zu vermuten, daß, nachdem durch ein polygenes System sowieso schon alles Wesentliche im Sinne weitgehenden Pigmentverlustes geleistet worden war, nun auch ein Gen für Albinismus mit in das Erbgut der Pachon-Population aufgenommen werden konnte.

DARWIN sagt im „Origin of Species": „There remains, however, this difficulty. After an organ has ceased being used, and has become in consequence much reduced, how can it be still further reduced in size until the merest vestige is left; and how can it be finally quite obliterated? It is scarcely possible that disuse can go on producing any further effect after the organ has once been rendered functionless. Some additional explanation is here requisite which I cannot give. If, for instance, it could be proved that every part of the organisation tends to vary in a greater degree towards diminution than towards augmentation of size, then we should be able to understand how an organ which has become useless would be rendered, independently of the effects of disuse, rudimentary and would at last be wholly suppressed; for the variations towards diminished size would no longer be checked by natural selection." Der Gedankengang DARWINS ist in Übereinstimmung mit heute wohlbekannten Tatsachen der Genetik; die Mehrzahl der Mutationen führt zu Verlusten im Phänotyp, insbesondere dann, wenn ein Organ nicht mehr unter der Kontrolle durch die Selektion steht. Und im Rahmen des jeweils durch den Restgenotypus Erlaubten werden so schrittweise viele degenerative Mutate aufeinandergehäuft werden können, wodurch das von DARWIN erwähnte Endresultat entsteht.

6. *ASTYANAX* und *ANOPTICHTHYS*

Können wir uns nun bereits eine bessere Vorstellung machen, wie vermutlich der Vorfahre unserer heutigen *Anoptichthys* ausgesehen haben mag, als er die Höhlen in San Luis Potosi in Mexiko zu besiedeln begann? Wäre schon der oberirdisch lebende Vorfahre unserer Höhlenfische eine Dunkelheit und Feuchtigkeit liebende Form gewesen, also gewissermaßen dem Höhlenleben eindeutig präadaptiert gewesen, so würde ein solcher Übergang leichter vorstellbar. Nun ist aber *Astyanax* ein Fisch vorzugsweise des offenen Wassers, in dessen Leben kaum einem anderen Sinnesorgan eine so immense Bedeutung zukommt wie gerade dem Auge. Bei der Nahrungssuche, bei der Orientierung im Raum, bei der Schwarmbildung orientiert sich *Astyanax* überwiegend optisch. Breder und Rasquin (1947), denen wir zur Verhaltensforschung und zur Physiologie von *Astyanax* viele wesentliche Erkenntnisse verdanken, fanden nun, daß *Astyanax* normalerweise leicht negativ phototaktisch ist (vgl. auch Kuhn und Kähling 1954). Diese negative Phototaxis wird noch bedeutend gesteigert, wenn der Fisch längere Zeit in völliger Dunkelheit gehalten wird. Wird ein Fisch nach monate- oder jahrelangem Aufenthalt im Dunkeln wieder dem Licht ausgesetzt, so dauert es längere Zeit, bis er sich wieder optisch zu orientieren beginnt. Man könnte also meinen, daß demnach ein Flußfisch, einmal in die Höhle gelangt, diese vorzugsweise nicht wieder verlassen wird. Die negative Phototaxis des *Astyanax* ist deswegen besonders bemerkenswert, als von ihm zweifellos abstammende Höhlenfische dem Licht gegenüber entweder sich völlig neutral verhalten oder sogar positiv phototaktisch reagieren! Lediglich in der Arroyahöhle gesammelte, schwach pigmentierte Exemplare verhielten sich wie der Flußfisch negativ phototaktisch. Positive Phototaxis bei einem Höhlenfisch erscheint als völlig paradoxes Merkmal. Die Fische werden also vor dem Verlassen der Höhle offenbar nur dadurch gehindert, daß ihre Fundplätze zu gut von der Oberfläche isoliert sind, sonst wäre Auswanderung aus der Höhle und Vernichtung der blinden und depigmentierten Fische im oberirdischen Flußlauf die Folge. Eigenartigerweise wurde nun aber beobachtet, daß Chica-Fische nach längerem Aufenthalt im Hellen negativ phototaktisch wurden, während die überhaupt stärker degenerierten übrigen blinden und pigmentlosen Provenienzen auch nach längerem Aufenthalt im Hellen ihre positive Phototaxis nicht einbüßten. Breder und seine Mitarbeiter erkannten auch den Grund des eigenartigen Verhaltens: Die Characiden haben eine weite fronto-parietale Fontanelle. Unter dieser liegt das Pinealorgan. Beim stark pigmentierten Flußfisch und auch bei den pigmentierten Arroya-Tieren ist das Pinealorgan durch eine aus Guanin und Melanophoren bestehende Pigmentschicht abgeschützt. Bei den stark depigmentierten Höhlenfischen aber fehlt die Fähigkeit zur Pigmentbildung und zur Guaninablagerung in diesem Gebiet. Der Chica-Fisch jedoch ist fähig, bei Belichtung in stärkerem Umfang Guanin zu bilden. Sobald das geschehen ist, und auch über dem Pinealorgan Pigment zur Ablagerung kam, reagiert ein Chica-Fisch negativ phototaktisch! Bei den normalerweise auch im Hellen positiv phototaktisch reagierenden Sabinos-Fischen kann man eine Umkehrung des Verhaltens dann erreichen, wenn man das Pinealorgan durch Injektion von chinesischer Tusche vor dem Lichtzutritt schützt. Breder und seine Mitarbeiter glaubten, daß sich phototaktisches Verhalten bei *Astyanax* und *Anoptichthys* überhaupt nur bei Vorhandensein eines Auges bzw. Augenrestes und seiner Verbindung mit dem Gehirn feststellen ließe. Ob diese Annahme richtig ist, müssen weitere Untersuchungen noch erweisen.

Wenn auch die heutigen Flußfische durch ihre im Dunkeln sich steigernde negative Phototaxis dem Übertritt in Höhlen präadaptiert zu sein scheinen, so wirkt sich in anderer Beziehung Lichtmangel auf *Astyanax* außerordentlich schwerwiegend aus. Ein Flußfisch, in völlige Dunkelheit versetzt oder auch im belichteten Becken geblendet, verändert sofort sein Verhalten fundamental: Mit dem Fehlen der optischen Orientierungsmöglichkeit beginnt der Fisch, der bis dahin ruhig in seinem Schwarm oder in einem Versteck stand, mit der rastlosen Wanderung, durch die alle Höhlenfische ausgezeichnet sind. Dieses dauernde Umherschwimmen ist nicht die Folge von Hunger mit dem Ziel der Nährungssuche, sondern offenbar durch die Unfähigkeit zur Herstellung eines optischen Bildes bedingt. Bei diesem dauernden Wandern steigt natürlich der Stoffwechsel des Tieres, wie aus O_2-Bestimmungen eindeutig geschlossen werden kann. Die blinden Höhlenfische, welche auch fortgesetzt wandern, werden in der Intensität ihrer Bewegungen durch Licht noch stärker aktiviert, so daß auch ihr O_2-Bedarf weiterhin steigt (Schlagel und Breder 1947).

Tiefgreifend wird aber vor allen Dingen das ganze hormonale System eines Flußfisches bei längerem Aufenthalt im Dunkeln verändert. Schwere Störungen sind die Folge. Der Flußfisch im Dunkeln wird höher und kürzer als unter normalen Bedingungen. Fett wird vom Dunkelfisch in größerer Menge angesetzt, die Wirbelsäule teilweise decalcifiert, so daß Verbiegungen erscheinen. Trotz Fettansatz erfolgt Abbau der Muskulatur, da offensichtlich die Einbeziehung der Fettreserven in den Kohlehydratstoffwechsel nicht durchgeführt werden kann, auch die Gonaden können in Mitleidenschaft gezogen werden, indem sie steril bleiben und die Gametogenese gehemmt wird. Alles sind Symptome eines hormonalen Ungleichgewichts, welches primär durch eine Unterfunktion der Hypophyse hervorgerufen wird, die für ihre normale Leistung beim Flußfisch auf Lichteinwirkung angewiesen ist. In der Hypophyse findet man bei der histologischen Untersuchung eine starke Verminderung der Zahl der basophilen Zellen und eine Vermehrung der acidophilen Elemente. Als Folgeerscheinung tritt dann auf zunächst Hyperplasie der Thyreoidea, dann deren Atrophie. Ähnlich verhält sich der adrenale Cortex. Der heutige Flußfisch macht also nicht den Eindruck, als sei er noch befähigt, erfolgreich und für dauernd in unterirdische Räume einzudringen. Eigenartigerweise sind die Höhlenfische mit ihrem endokrinen System dem dauernden Leben im Dunkeln offenbar vollkommen angepaßt; andererseits wird durch ihre Versetzung in belichtete Aquarien ihr Hormonalsystem nicht beeinflußt, sie bleiben durchaus normal, auch fortpflanzungsfähig. Breder und seine Mitarbeiter (vgl. Rasquin 1949) sind nach diesen Ergebnissen der Meinung, daß die erste Eroberung der Höhlen von einigen wenigen, sonst vielleicht ganz normalen Flußfischen durchgeführt wurde, welche als seltene Ausnahme zufällig über ein im Sinne des Dunkelaufenthalts regulierbares endokrines System verfügten. Die anderen Veränderungen mögen dann auf der Basis der im Dunkeln verstärkten negativen Phototaxis erfolgt sein (s. auch Rasquin und Rosenbloom 1954).

Astyanax und *Anoptichthys* stellen insofern ein besonders günstiges Objekt dar, als hier gerade noch ein phylogenetischer, also historischer Prozeß wenigstens in bestimmten seiner Stufen rückschließend erkannt werden kann. Sicher ist wohl, daß andere Arten ihren Übergang zum Leben in die Höhlen unter anderen Voraussetzungen und im einzelnen anders ablaufenden Prozessen, nur schließlich mit dem gleichen Ergebnis, blind und pigmentlos, durchlaufen haben. So ist z. B. der von Thines untersuchte *Caecobarbus geertsii* im Gegensatz zu den stärker reduzierten mexikanischen Höhlencharaciniden deutlich negativ phototaktisch, wäh-

rend Marshall und Thines (1958) für *Typhlogarra widdowsoni* weitgehende phototaktische Neutralität beschrieben.

Widersprechend sind schließlich auch die Angaben über kompensatorische Sinnesorgane, welche an die Stelle der reduzierten Augen bei Höhlenfischen treten können. Zweifellos gibt es Fälle, in denen bei Cavernicolen Tast- oder Geruchsorgane eine besonders starke Ausbildung erfahren haben. Leider kennen wir in den meisten Fällen aber den oberirdischen Vorfahren der betreffenden Form nicht genau genug bzw. ist die divergente Entwicklung der Höhlenform und ihrer oberirdischen Verwandten schon über so lange Zeiträume verlaufen, daß direkte Vorfahren-Nachkommen-Beziehungen gar nicht mehr aufgedeckt werden können. Bei dem erst seit wenigen Jahrhunderten in den Clausthaler Bergwerksstollen lebenden *Gammarus pulex* fand Mühlmann eine deutliche Verlängerung der Antennen beim Männchen und eine Vermehrung ihrer Gliederzahl bei den Weibchen, trotzdem besitzen diese Gammari noch wohlentwickelte Augen. Wir wissen in diesem Fall nicht, ob schon die in die Bergwerke eingedrungenen *Gammarus* über die besser entwickelten Antennen verfügten oder diese erst im Bergwerk auftraten. Für *Typhlogarra* versichern uns Marshall und Thines (1958), daß sie nicht stärker mit Sinnesknospen versehen sei als ihre nächste Verwandte, *Garra*, welche Augen hat und oberirdisch lebt. Bei einigen Abkömmlingen des normal geäugten *Asellus meridianus* fand Racovitza (1925) keine Vermehrung, sondern im Gegenteil eine Verminderung der Sinneszellen auf den Antennen. Über *Anoptichthys* berichten Breder und Rasquin (1943), daß sich vom Flußfisch über die Chica-Population zu den Sabinos-Tieren eine Vermehrung der Sinnesknospen sehr deutlich beobachten ließe. Die Zahl der untersuchten Tiere ist allerdings gering, doch wurden die untersuchten zufällig herausgegriffen, so daß vermutet werden kann, daß sie für die einzelnen Populationen repräsentativ sind.

7. ZUSAMMENFASSUNG

In dem vorstehenden Sammelreferat werden genetische Aspekte zum Problem der degenerativen Evolution, dargestellt an den Rückbildungserscheinungen bei Höhlentieren, besprochen. Bei Cavernicolen beobachtbare Rückbildung von Augen und Körperpigmenten ist zum Teil noch einer genetischen Analyse offen und erlaubt Rückschlüsse auf sonstige Reduktionsprozesse während der Phylogenese. Rückgebildet werden Organe bzw. Strukturen, die unter den waltenden Lebensbedingungen biologisch bedeutungslos wurden oder welche funktionell durch andere Bildungen ersetzt wurden. Die Art der Manifestation der degenerativen Merkmale während der Ontogenese wird an Hand der für solche Prozesse von Sewertzoff aufgestellten Prinzipien erörtert und deren größere Mannigfaltigkeit im Vergleich zu den Sewertzoffschen Annahmen herausgestellt. Die von Cuénot aufgestellte Präadaptationstheorie läßt sich auf die Entstehung der Cavernicolen gut anwenden: Vielfach sind es auch oberirdisch versteckt lebende und stenohygre Tiere, die echten Höhlenbewohnern den Ursprung gaben. Die auf Darwin zurückgehende Vorstellung, daß Organe, welche nicht mehr durch die natürliche Auslese auf ihre Leistungsfähigkeit hin kontrolliert werden, variabel werden, läßt sich an zahlreichen Beispielen als richtig nachweisen. Die in den letzten 20 Jahren durchgeführten genetischen Untersuchungen an *Asellus* und an dem mexikanischen Höhlenfisch „*Anoptichthys*“ haben die polygene Grundlage der degenerativen Charaktere erwiesen. Im Fall des von dem oberirdisch lebenden *Astyanax mexicanus* abstammenden „*Anoptichthys*“ konnte diese Analyse mit großem Zahlenmaterial bis zu den F_2-Rückkreuzungsgenerationen durchgeführt werden.

Literatur

Anders, F., 1956: Über Ausbildung und Vererbung der Körperfarbe bei *Gammarus pulex* ssp. *subterraneus* (Schneider), einer normalerweise pigmentlosen Höhlenform des gemeinen Bachflohkrebses. Zschr. indukt. Abstamm.- u. Vererb.lehre **87**, 567—579.

Baur, E., 1932: Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinastrum*. Zschr. indukt. Abstamm.- u. Vererb.lehre **63**, 256—302.

Biese, W., u. Pappenheim, P., 1931: Über das Vorkommen einer Forelle (*Tr. fario* [L.]) in der großen Trogsteinhöhle, Südharz. S.ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 416.

Brauer, A., 1906—1908: Die Tiefsee-Fische. Wiss. Ergebn. d. Dtsch. Tiefsee-Exped. „Valdivia". Hrsg. von C. Chun. Gustav Fischer, Verlag, Jena.

Breder, jr., C. M., and Gresser, E. B., 1941: Correlations between structural eye defects and behavior in the Mexican Blind Characin. Zoologica New York **16**, 123—131.

— 1943: Apparent Changes in Phenotypic Ratios of the Characins at the Type Locality of *Anoptichthys jordani*. Copeia **1**, 26—33.

— and Rasquin, P., 1943: Chemical Sensory Reactions in the Mexican Blind Characins. Zoologica New York **20**, 169—200.

— — 1947: Comparative studies in the light sensitivity of blind characins from a series of Mexican caves. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **89**, 324—351.

Cuénot, L., 1932: La genèse des espèces animales. Paris.

Darwin, Ch., 1872: The origin of Species. London, Oxford Univ. Press. A reprint of the Sixth Edition with a Preface by Sir Gavin de Beer.

Dobzhansky, Th., 1954: Evolution as a creative process. Caryologia, suppl., 435—449.

— 1956: What is an adaptive trait? Amer. Naturalist **90**, 337—347.

Eigenmann, C. H., 1897: The origin of cave faunas. The Amblyopsidae and eyes of blind fishes. A new blind fish. Proc. Indiana Ac. Sci. 1897, 229—231.

— 1900: The eyes of the blind vertebrates of North America, II. The eyes of *Typhlomolge rathbuni* Stejneger. Transact. Amer. Microsc. Soc. **XXI**, 49—60.

— 1909: The Amblyopsidae. Publications of the Carnegie Institut **104**, 70—80 and 180—182.

Harms, W., 1920: Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden *Munidopsis polymorpha* Koelbel aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lanzarote. Zool. Anz. **52**, 101—115.

Heuts, M. J., 1951: Ecology, variation and adaptation of the blind African cave fish *Caecobarbus geertsii* Blgr. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique **82**, 155—230.

Hovasse, R., 1950: Adaptation et Evolution. Hermann z. Cie. Editeurs. Paris 1950.

Jeannel, R., 1926: Faune cavernicole de la France avec une Etude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. Encyclopedie Entomologique **7**, 5—334. Lechevalier, Paris.

Kosswig, C., 1934: Über bislang unbekannte Sinnesorgane bei dem blinden Höhlenfisch *Stygicola dentatus* (Poey). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 185—190.

— 1937a: Über Pigmentverlust während des Höhlenlebens. Zool. Anz. **117**, 1/2, 37—43.

— 1937b: Betrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentiermerkmalen. Der Züchter, H. 4, 91—101.

— 1937c: Über die Variabilität bei Höhlentieren. Mitt. Höhlen- u. Karstforsch. 83—87.

Kosswig, C. u. L., 1940: Die Variabilität bei *Asellus aquaticus*, unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität in isolierten unter- und oberirdischen Populationen. Rev. Fac. Sc. Istanbul, sér. B, **5**, 1—55.

Kosswig, C., 1944/45: Bemerkungen zur degenerativen Evolution (vom genetischen Standpunkt). Compte rendu annuel et arch. Société Turque d. Sc. Physiques et Naturelles **12**, 135—163.

— 1946/47: Die phylogenetische Bedeutung der Polymerie der Gene. Compte rendu annuel et arch. Société Turque d. Sc. Physiques et Naturelles **13**, 35—54.

— 1948: Homologe und analoge Gene, parallele Evolution und Konvergenz. Communications Fac. Sc. Ankara **1**, 126—177.

— 1949: Phänomene der regressiven Evolution im Lichte der Genetik. Communications Fac. Sc. Ankara **2**, 110—150.

1960: Darwin und die degenerative Evolution. Verh. d. Naturw. Ver. Hamburg (im Druck).

Kuhn, O., u. Kähling, J., 1954: Augenrückbildung und Lichtsinn bei *Anoptichthys jordani* Hubbs u. Innes. Experientia **10**, 9, 1—8.

Lattin, G. de, 1943: Bemerkungen zum Höhlentierproblem. Zschr. f. Karst- u. Höhlenkunde 1942/43.

Lüling, K. H., 1953: Über die fortschreitende Augendegeneration des *Anoptichthys jordani* Hubbs u. Innes (Characidae). Zool. Anz. **151**, 11/12, 289—299.

— 1954: Beobachtungen und Experimente an *Anoptichthys jordani* zur Prüfung der Einstellung zum Futter, zum Licht und zur Wasserturbulenz. Zool. Jb. **65**, 1, 10—42.

— 1954. Einige Beobachtungen über das Verhalten des Blindfisches *Anoptichthys jordani* beim Laichen. Naturw. Rundschau, H. 5, 197—203.

Marshall, N. B., and Thines, G. S., 1958: Studies of the brain, sense organs and light sensitivity of a blind cave fish (*Typhlogarra widdowsoni*) from Iraq. Proc. Zool. Soc. London **131**, 441—456.

Mühlmann, H., 1938: Variationsstatistische Untersuchungen und Beobachtungen an unter- und oberirdischen Populationen von *Gammarus pulex* (L.). Zool. Anz. **122**, 3/4, 71—87.

— 1942: Die rezente Metazoenfauna der Harzer Höhlen und Bergwerke. Zoogeographica **4**, 187—251.

Pavan, C., 1946: Observations and experiments on the cave fish *Pimelodella kronei* and its relatives. Amer. Naturalist **80**, 343—361.

Racovitza, E., 1907: Essai sur les problèmes biospéologiques. Arch. zool. expér. et génér. 4e, sér. **6**.

— 1922: Description de trois *Asellus cavernicoles nouveaux*. Bull. Soc. Sc. Cluj **1**, 401—410.

— 1925: Notes sur les Isopodes 13. Morphologie et phylogenie des Antennes II. —A. Le Fouet Arch. Zool. expér. et génér. **63**.

Rasquin, P., 1949: The Influence of light and darkness on thyroid and pituitary activity of the characin *Astyanax mexicanus* and its cave derivatives. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 501—531.

— and Rosenbloom, L., 1954: Endocrine imbalance and tissue hyperplasia in teleosts maintained in darkness. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **104**, 363—425.

Remane, A., 1959: Diskussionsbemerkungen zu „Trends" in der Phylogenie der Tiere. Zool. Anz. **162**, 222—228.

Sadoglu, P., 1956: Ocular reduction of the Bat Fly, Nycteribosca africana (Diptera, Streblidae) and its comparison with those seen in some Nycteribiids. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, Ser. B, **21**, 103—138.

— 1957: Mendelian inheritance in the Hybrids between the Mexican Blind Cave Fishes and their Overground Ancestor. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz, 432—439.

Sewertzoff, A. N., 1931: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena.

Schlagel, S. R., and Breder jr., C. M., 1947: A study of the oxygen consumption of Blind and Eyed Cave Characins in Light and in Darkness. Zoologica New York **32**, Part 1, 17—27.

Schneider, R., 1885: Der unterirdische *Gammarus* von Clausthal. S.ber. Akad. Wiss. Berlin, II.

Stammer, H.-J., 1935: Alter und Herkunft der Tierwelt der Höhlengewässer Europas. Compt. rend. du XII. Congr. Int. de Zool. Lisbonne, 1051—1056.

Spandl, H., 1926: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Verl. Speläolog. Inst. Wien.

Thines, G., u. Kähling, J., 1957: Untersuchungen über die Farbempfindlichkeit des Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* Hubbs u. Innes (Characidae). Zschr. Biol. **109**, 2, 150—160.

Villwock, W., 1958: Weitere genetische Untersuchungen zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **56**, 81—152.

Prof. Dr. C. Kosswig,
Hamburg 13, Bornplatz 5

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	513—534

Wolf v. Tümpling

PROBLEME, METHODEN UND ERGEBNISSE BIOLOGISCHER GÜTEUNTERSUCHUNGEN AN VORFLUTERN, DARGESTELLT AM BEISPIEL DER WERRA[1])

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 513
2. Diskussion der verschiedenen Verfahren bei der Auswertung biologischer Untersuchungen an Vorflutern 513
3. Biologischer Gütelängsschnitt der Werra 520
a) Diskussion der Diagramme nach Knöpp und Pantle 520
b) Die reduzierte Pantle-Linie 525
c) Der Saprobienindex als Ausdruck von Trophieveränderungen bei Fließgewässern . 526
d) Das Kaligebiet der Werra 530
4. Zur Einstufung der Saprobionten in das Saprobiensystem 531
5. Zusammenfassung 533
6. Literatur 534

1. EINLEITUNG

Im Zusammenhang mit dem infolge der fortschreitenden Zivilisation und Industrialisierung immer ungünstiger werdenden Verhältnis von Wasserdargebot und Wasserbedarf erhalten Fragen der Gewässeraufsicht und des Schutzes unserer Gewässer immer größere Bedeutung. Dabei tritt in den letzten Jahren im Rahmen der Gewässeraufsicht auch die biologische Gewässerkontrolle mehr und mehr in den Vordergrund. Mit den Verfahren und Ergebnissen, besonders aber den Schwierigkeiten bei der Darstellung und Auswertung biologischer Vorfluteruntersuchungen soll sich der vorliegende Beitrag an Hand eines Beispieles aus der Praxis beschäftigen.

Die vorliegende Untersuchung wurde durchgeführt mit Unterstützung des Zoologischen Institutes der Friedrich-Schiller-Universität Jena, dessen Direktor, Herrn Professor Dr. M. Gersch, ich für seine Unterstützung herzlich dankbar bin.

2. DISKUSSION DER VERSCHIEDENEN VERFAHREN

Am Beginn der biologischen Untersuchung steht die Aufnahme der Besiedlung des Gewässers. Aus dem Urprotokoll entsteht eine Liste der Fauna des Gewässers, in der die Verbreitung der Arten über die einzelnen Untersuchungsstationen in tabellarischer Form erfaßt ist (Tabelle 1). Dabei sind von der Besiedlung des Gewässers nur jene Arten erfaßt und dargestellt, die für die Bestimmung der Güte des Gewässers brauchbar sind, also die im Saprobiensystem enthaltenen Arten. Die Tabelle enthält für jeden Ort die Anzahl der Arten und ihre Häufigkeiten sowie

[1]) Veröffentlichung aus der Wasserwirtschaftsdirektion Werra-Gera-Unstrut, Abteilung Gewässeraufsicht.

am rechten Rand die Einstufung der Art in das Saprobiensystem nach verschiedenen Autoren. Die Häufigkeit der einzelnen Arten an den verschiedenen Stationen ist geschätzt, da eine quantitative Aufnahme der Besiedlung für den geforderten Zweck zu zeitraubend und kostspielig ist.

Die Schätzung der Häufigkeiten erfolgte in fünf Stufen, und es bedeuten:

geschätzte Häufigkeit	Individuen pro m^2 etwa
1 in Einzelexemplaren	1—10
3 vereinzelt	10—30
5 zahlreich	30—80
7 häufig	80—200
9 sehr häufig	über 200

Die auf der rechten Seite angegebenen Zahlen der absoluten Besiedlungsdichte wurden durch Vergleichsuntersuchungen an 10 Probestellen des Werraoberlaufes ermittelt. Dabei wurde die Häufigkeit geschätzt, zum anderen aber nach der Methode der größten Projektion nach Schräder (1932) ermittelt. Der oben angestellte Vergleich beruht auf sehr geringem Material der Geröllbesiedlung des Oberlaufes und bedeutet keine Gleichsetzung der Zahlen, sondern er soll nur eine ungefähre Vorstellung der Häufigkeitsbegriffe bei der Schätzung vermitteln. Die bei der Schätzung stellenweise verwendeten Zwischenwerte (gerade Zahlen) sind entsprechend zu bewerten.

Für jeden Ort sind am unteren Rand der Tabelle die Summen der Häufigkeiten der Arten aus den einzelnen Klassen des Saprobiensystems zusammengefaßt, denn für eine Gütebetrachtung hat die einzelne Art nur untergeordnete Bedeutung. Wesentlich sind dabei die Arten nur als Vertreter bestimmter Lebensansprüche, wesentlich nur im Zusammenhang mit ihren Ansprüchen und ihrer Plastizität gegenüber der Belastung ihres Lebensraumes mit organisch-fäulnisfähiger Substanz, wie sie in den verschiedenen Saprobiensystemen festgestellt ist. Da die meisten Arten innerhalb zweier Saprobiestufen vorkommen, wurde nach dem Verfahren von Knöpp (1954) vorgegangen und die Art mit je $^2/_3$ ihrer Häufigkeit der am rechten Rand der Tabelle erstgenannten und mit $^1/_3$ der letztgenannten Saprobienklasse zugezählt. So entstehen die vier Summenquerreihen am unteren Rand der Tabelle, auf denen die weitere Auswertung beruht.

Dabei wird eine weitere Abstraktion des biologischen Befundes erstrebt, um das Ergebnis biologischer Untersuchungen in augenfälliger Form zu verdeutlichen. Dieses Bestreben spielt für biologische Untersuchungen eine bedeutende Rolle, da biologische Daten nicht jedem ohne weiteres zugänglich sind, und umfangreiche textliche Erläuterungen tragen nicht zur Übersichtlichkeit des Bildes bei.

Einfachster Weg der Darstellung ist wohl die farbige Gestaltung entsprechend bestimmter Belastungsklassen, wie sie ja bereits dem Saprobiensystem zugrunde liegen. Auf diesem Gedanken beruht das Vierfarbenschema nach Liebmann (1954). Dabei ist der Vorfluter als Linie oder — unter Berücksichtigung der Wasserführung — als Fläche dargestellt, die entsprechend der aus dem Untersuchungsbefund sich ergebenden Wasserbeschaffenheit farbig gestaltet wird (Abb. 1). Dieses Verfahren ist sehr grob, es berücksichtigt nur vier Klassen, eine weitere Unterteilung, wie sie von Liebmann durch die diagonale Teilung bestimmter Flußstrecken in zwei verschiedene Abschnitte unternommen wird, ergibt ein sehr ungünstiges Bild, da der Eindruck verschiedener Wasserbeschaffenheit entlang beider Ufer ent-

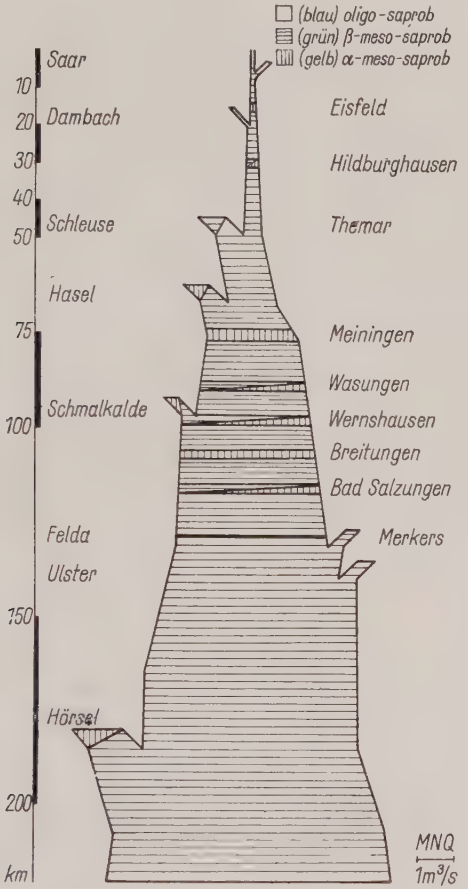


Abb. 1. Biologischer Gütelängsschnitt der Werra nach dem Vier-Farben-Schema von Liebmann.

steht. Dem Verfahren von Liebmann ähnlich ist die vom Amt für Wasserwirtschaft vorgeschlagene und durchgeführte Klassifizierung der Vorfluter in vier Klassen, wobei die Klassen durch Richtwerte festgelegt werden und durch bestimmte Symbole kartographisch sehr übersichtlich darzustellen sind (Abb. 2).

Die beiden angeführten Verfahren geben einen raschen Überblick über den Zustand eines Vorfluters, doch für differenzierte Untersuchungen und gutachtliche Stellungnahmen bilden beide Verfahren nur eine schwache Grundlage, schon weil völlig offenbleibt, wie der Bearbeiter auf Grund des Materials zu seinem Schluß kommt. Eine weitere Möglichkeit der differenzierten Auswertung biologischer Untersuchungen besteht in der statistischen Auswertung mit anschließender graphischer Darstellung. Hier sind verschiedene Wege beschritten worden, die kurz besprochen werden sollen.

Knöpp (1954) entwickelte ein Schema der Auswertung, das die Faunenliste in vereinfachter Form graphisch darstellt. Dabei werden die Häufigkeitssummen der einzelnen Klassen des Saprobiensystems an jedem Untersuchungsort als Ordinate über der kilometrierten Abszisse aufgetragen, wobei die oligosaproben Formen (o-)

Abb. 2. Biologische Wasserbeschaffenheitskarte der Werra, aufgestellt nach den Richtlinien des Amtes für Wasserwirtschaft. Die einzelnen Wasserbeschaffenheitsklassen sind wie folgt charakterisiert: Klasse I oligosaprob, Klasse II a β-mesosaprob, Klasse II b β-meso- bis α-mesosaprob, Klasse III α-meso- bis polysaprob.

und die β-mesosaproben Formen (β-) positiv, die α-mesosaproben und polysaproben Arten (α- und p-) negativ dargestellt werden. So ist deutlich zu sehen, wie sich die Besiedlung des Vorfluters gestaltet und im Verlauf des Gewässers verändert, welche Formen überwiegen und das Bild bestimmen (Abb. 3c und 4c). Die Verringerung oder Vermehrung der verschiedenen Formen als Ausdruck der veränderten Beschaffenheit des Gewässers ist in diesem Diagramm gut zu erkennen. Ebenso werden Schädigungen des Vorfluters infolge übermäßiger organischer oder gar toxischer Belastung in Gestalt von Verödungen als beidseitige Incisuren des Diagramms dargestellt (Abb. 4, Kilometer 102, 117, 128).

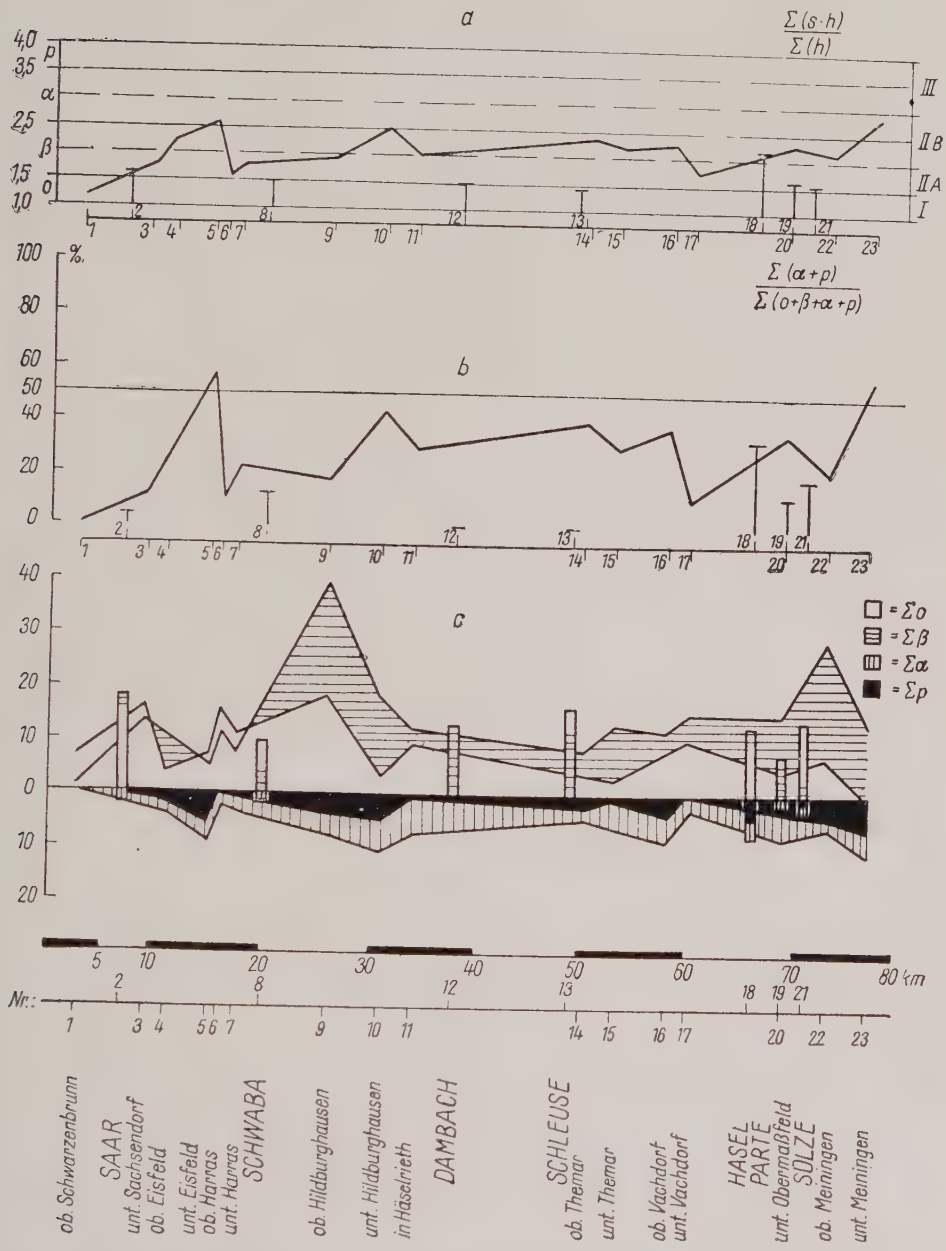


Abb. 3. Längsschnitte der Salmonidenregion der Werra. *a* Saprobienindices; *b* „relative Belastung"; *c* Besiedlungsdiagramm. (Im Diagramm der Saprobienindices sind auf der Ordinate links die Zonen des Saprobiensystems aufgetragen, rechts die Wasserbeschaffenheitsklassen nach den Richtlinien des Amtes für Wasserwirtschaft.) Die Mündungen der Nebenflüsse sind als Säulen dargestellt, in den Teilbildern a und b als T-förmige Säulen.

Die zweite von Knöpp entwickelte Darstellung ist die der „relativen Belastung". Hierbei wird die Summe der α- und p-Arten als Prozentsatz der Gesamtbesiedlung dargestellt: „relative Belastung" $= \frac{\Sigma(\alpha + \mathrm{p})}{\Sigma(\mathrm{o} + \beta + \alpha + \mathrm{p})}$ (Abb. 3b und 4b).

Hierbei ist der Zustand des Vorfluters reduziert zur einfachen Zahl; der Vorfluter ist dargestellt als eine Linie, die je nach der Belastung in verschiedener Höhe verläuft. Das Steigungsmaß der Kurve gibt Auskunft über die Tendenz der Belastung. Es unterscheiden sich Strecken zunehmender Belastung und überwiegender Selbstreinigung klar voneinander, und die Veränderungen im Vorfluter sind im Gradienten einer Linie abzulesen. Die in Prozente unterteilte Ordinate zerfällt dabei in zwei Abschnitte, getrennt durch die 50%-Linie. Unter ihr liegt der Bereich geringer bis mäßiger organischer Belastung (oligo- bis β-mesosaprobe Zone), über ihr liegt der Bereich starker bis übermäßiger organischer Belastung (α-meso- bis polysaprobe Zone).

Die Darstellung nach Knöpp ist eine Darstellung der Besiedlungsdichte, auf diese sind aber neben der Abwasserlast noch andere Faktoren von Einfluß, die völlig unberücksichtigt bleiben, so vor allem der Trophiegrad des Gewässers. Grundlage der Beurteilung kann auch nicht die Anzahl der Arten und ihre Häufigkeit sein, sondern nur das Verhältnis der aufgefundenen Arten in ihrer Häufigkeit und ihrem Saprobiegrad zueinander. Es ist wesentlich, nicht einzelne Formen zu bewerten, sondern einen Mittelwert der Besiedlung zu erfassen, denn nicht Einzelformen oder einzelne Klassen sind repräsentativ für den Zustand eines Gewässers, sondern nur die Lebensgemeinschaft.

Aus diesen Überlegungen ist der Saprobienindex nach Pantle (1955) hergeleitet. Jede auftretende Art ist bedeutend für die Beurteilung der Wasserbeschaffenheit in ihrer Häufigkeit und ihrem Saprobiegrad. Nachdem die Häufigkeit bereits durch Zahlen symbolisiert wurde, stellt Pantle den Saprobiegrad ebenfalls in Zahlen dar. Er benutzt die Zahlen von 1 bis 4 zur Kennzeichnung der vier Klassen des Saprobiensystems:

1 oligosaprob
2 β-mesosaprob
3 α-mesosaprob
4 polysaprob.

Für jede Art ergibt sich der „Saprobienindex" $s \times h$ als Produkt aus Häufigkeit und Saprobiegrad. Die Summe aller Saprobienindices an einem Untersuchungsort dividiert durch die Summe aller Häufigkeiten an demselben Ort führt zu einem gewogenen Mittel der Saprobienindices $S = \frac{\Sigma(s \times h)}{\Sigma h}$, das eine Zahl zwischen 1 und 4 darstellen muß, denn mit diesen Zahlen wurden die einzelnen Saprobionten zur Bildung der Saprobienindices beschwert. In den gemittelten Saprobienindex ist die Häufigkeit der Organismen nur in Verbindung mit dem Saprobiegrad eingegangen, Einfluß von Trophierung und Verödung verschwinden also. So ergibt sich für den biologischen Zustand eines Vorfluters an dem betreffenden Untersuchungsort als Charakteristikum eine Zahl zwischen 1 und 4, wobei 1 den katharoben, 4 den polysaproben Zustand kennzeichnet. Die Einteilung der Ordinate von 1 bis 4 in die einzelnen Klassen des Saprobiensystems zeigen die Abbildungen (Abb. 3a und 4a).

Zur graphischen Darstellung werden über der kilometrierten Abszisse für jeden Ort der Untersuchung die gemittelten Saprobienindices als Ordinate eingetragen.

Verbindet man die einzelnen Punkte untereinander, so erhält man eine Linie, die mit wechselnder Tendenz in den einzelnen Saprobiestufen verläuft. Der Gradient dieser Linie läßt die Veränderungen im Zustand des Vorfluters deutlich werden. Dabei ist zu betonen, daß die geradlinige Verbindung zweier Ordinatenwerte ungerechtfertigt ist, weder die Zunahme der Belastung noch die Selbstreinigung sind linear verlaufende Vorgänge. Aber über die Vorgänge im Vorfluter selbst ist insgesamt nur wenig bekannt, so daß eine genaue Interpolation nicht möglich ist. Es bleibt als einziger Weg zur Darstellung — will man nicht ein Netz sehr dicht benachbarter Untersuchungsstellen schaffen — nur die geradlinige Interpolation. Sie genügt auch für die Charakteristik des Vorfluters durchaus. Sie zeigt die Zugehörigkeit des Vorfluters zu einer Stufe des Saprobiensystems an, vermittelt ein Bild der Zu- und Abnahme der Belastung und gibt im Steigungsmaß der Kurve auch Auskunft über die Intensität der Selbstreinigung.

Die Vorteile dieser Darstellung der gemittelten Saprobienindices liegen in der klaren Übersichtlichkeit, der Abstraktion des Befundes auf nur einen Faktor: die organische Belastung des Gewässers und schließlich in ihrer Reproduzierbarkeit, was für Ergebnisse biologischer Untersuchungen besonders wesentlich ist. Sie erhalten damit dokumentarischen Wert und Beweiskraft. Schließlich ergibt sich aus der Abstraktion des biologischen Befundes zur bloßen Zahl die Möglichkeit des direkten Vergleichs mit den Ergebnissen chemischer Untersuchungen (Beer 1958). In dieser starken Abstraktion liegt aber auch der Nachteil des Verfahrens, da von den tatsächlichen Verhältnissen nur noch eine Komponente — der Saprobiegrad — zur Darstellung kommt. Weitere Besonderheiten des Befundes — verödete Gewässerstrecken usw. — bedürfen der textlichen Erläuterung.

Der Vorteil derartiger statistischer Auswertung und graphischer Darstellung biologischer Gewässeranalysen gegenüber der farbigen oder kartographischen Übersicht ist so augenscheinlich, daß sich noch weitere Autoren mit dieser Frage beschäftigt haben.

Die Methode von Beck (1954/55) sei nur erwähnt, da sie auf einem eigenen Saprobiensystem mit nur 20 Arten in zwei Klassen beruht. Ein weiteres Verfahren entwickelte Beer (1958). Es beruht auf einer prozentualen Bewertung der Vertreter der einzelnen Klassen des Saprobiensystems und führt auf rein additivem Wege zu einem Zahlenwert, der dem Saprobienindex nach Pantle entspricht. Das Verfahren liefert unter den gegebenen Umständen fast identische Werte mit dem Verfahren von Pantle (Abb. 5). Der Vergleich beider Darstellungen beweist die Reproduzierbarkeit der erhaltenen Ergebnisse. Ein Vorteil der Berechnung nach Beer liegt darin, daß neben der Zahl noch die Klassenbezeichnung auftritt, was für Eintragungen in Karten wertvoll ist.

Schließlich sei noch bemerkt, daß auf Grund der Mittelwertsbildung bei dem Verfahren von Pantle eine Bestimmung des mittleren Fehlers möglich ist. Für die in den Abbildungen dargestellte und noch zu besprechende Untersuchung der Werra ergibt sich für alle Proben der 46 Probestellen ein mittlerer Fehler von $\pm 7\%$. Das ist in Anbetracht der möglichen Fehler bei der Schätzung der Häufigkeiten ein recht befriedigendes Ergebnis. Schließlich muß man von vornherein einen gewissen Fehler eingestehen, wenn man in fünf Häufigkeitskategorien schätzt, wobei man annimmt, $\pm \frac{1}{2}$ Stufen unterscheiden zu können. Die bloße Schätzung der Häufigkeiten hat sich somit gut bewährt. Auch Vergleichsuntersuchungen, bei denen einmal geschätzt, zum anderen die Häufigkeiten in Prozent der aufgefundenen Gesamtzahl angegeben wurden, ergaben im Saprobienindex in den allermeisten Fällen erst in der zweiten Dezimale Abweichungen voneinander.

Stets liegen die Abweichungen innerhalb ± 5%. Dieses Ergebnis läßt erkennen, daß eine sorgfältige Schätzung der Häufigkeiten für die Arbeiten auf dem Gebiet der biologischen Gewässerkontrolle wohl als eine ausreichende Methode gelten darf.

3. BIOLOGISCHER GÜTELÄNGSSCHNITT DER WERRA

a) *Diskussion der Diagramme nach* Knöpp *und* Pantle

Die Untersuchung der Werra ist in drei Abschnitte unterteilt:

Die Salmonidenregion von der Quelle bis etwa Meiningen,
der Oberlauf der Barbenregion von Meiningen bis Merkers,
das Gebiet der Kaliindustrie von Merkers bis zur Staatsgrenze unterhalb Treffurt.

Die beiden ersten Abschnitte des Flusses sind nach den genannten Verfahren untersucht und dargestellt (Abb. 3 bis 6).

Für den Oberlauf bis etwa Harras (Abb. 3) ergibt sich ein Überwiegen der Oligosaprobier; bis Hildburghausen haben diese Arten bedeutenden Anteil an der Gesamtbesiedlung des Gewässers. Im weiteren Verlauf des Flusses überwiegen die β-mesosaproben Formen eindeutig, während α- und p-Arten nur unterhalb größerer Ortschaften einen bedeutenden Teil der Besiedlung ausmachen. Dementsprechend schwankt die „relative Belastung" zwischen 0 und 56%; sie beträgt im Mittel 28%. Dabei zeichnen sich deutliche Gipfel unterhalb der Ortschaften ab.

Der Oberlauf der Werra bis zur Mündung der Saar gehört nach dem Gesagten in die Oligo-Zone, bis Eisfeld befindet er sich in der β-Stufe, unterhalb Eisfeld in der α-mesosaproben Zone, ebenso unterhalb Hildburghausen und Meiningen. Jedoch sind diese stark belasteten Strecken des Vorfluters nur kurz. Die Werra gehört — nach den Richtlinien des Amtes für Wasserwirtschaft klassifiziert — im Oberlauf bis Eisfeld und von Harras bis Hildburghausen in die Wasserbeschaffenheitsklasse II A, im übrigen Teil in die Klasse II B. Der Vorfluter hat deutlich β-mesosaproben Charakter, Tendenz zur α-mesosaproben Zone ist nur an wenigen Stellen ausgeprägt. Das Selbstreinigungsvermögen des Flusses ist gut. Wie die steilen Maxima der Kurven aussagen, verläuft die Selbstreinigung intensiv, was im oberen Teil des Oberlaufes selbst nach stärkerer Belastung zur Erreichung der Klasse II A führt.

Recht verändert ist demgegenüber das biologische Bild des Mittellaufes, des oberen Teiles der Barbenregion von Meiningen bis Merkers (Abb. 4). Hier spielen in der Besiedlung des Vorfluters die oligosaproben Arten nur noch eine untergeordnete Rolle, und die β-mesosaproben Formen überwiegen deutlich, doch machen auch die α-mesosaproben Arten einen bedeutenden Teil der Besiedlung aus. Dementsprechend liegt die „relative Belastung" mit durchschnittlich 38,5% um 10% höher als im Oberlauf. Das Diagramm zeigt im übrigen flachere Gradienten als im Oberlauf.

Aus allem ergibt sich folgerichtig schließlich die Zugehörigkeit des Vorfluters in die schlechtere Hälfte der β-Stufe mit mehrfach deutlicher Tendenz zur α-Stufe, besonders schon unterhalb der kleineren Ortschaften. In diesem Abschnitt des Flusses führt die Selbstreinigung nirgends mehr zur Erreichung der Klasse II A. Das Diagramm der Saprobienindices läßt alle Einzelheiten der Belastung und ausgeprägten Selbstreinigung klar erkennen.

Im Besiedlungsdiagramm zeichnen sich bei den Kilometern 102, 117 und 128 Stellen besonderer Gefährdung des Flusses ab. Es handelt sich um die Stellen unterhalb der Trusemündung und unterhalb Bad Salzungen, die durch die Ein-

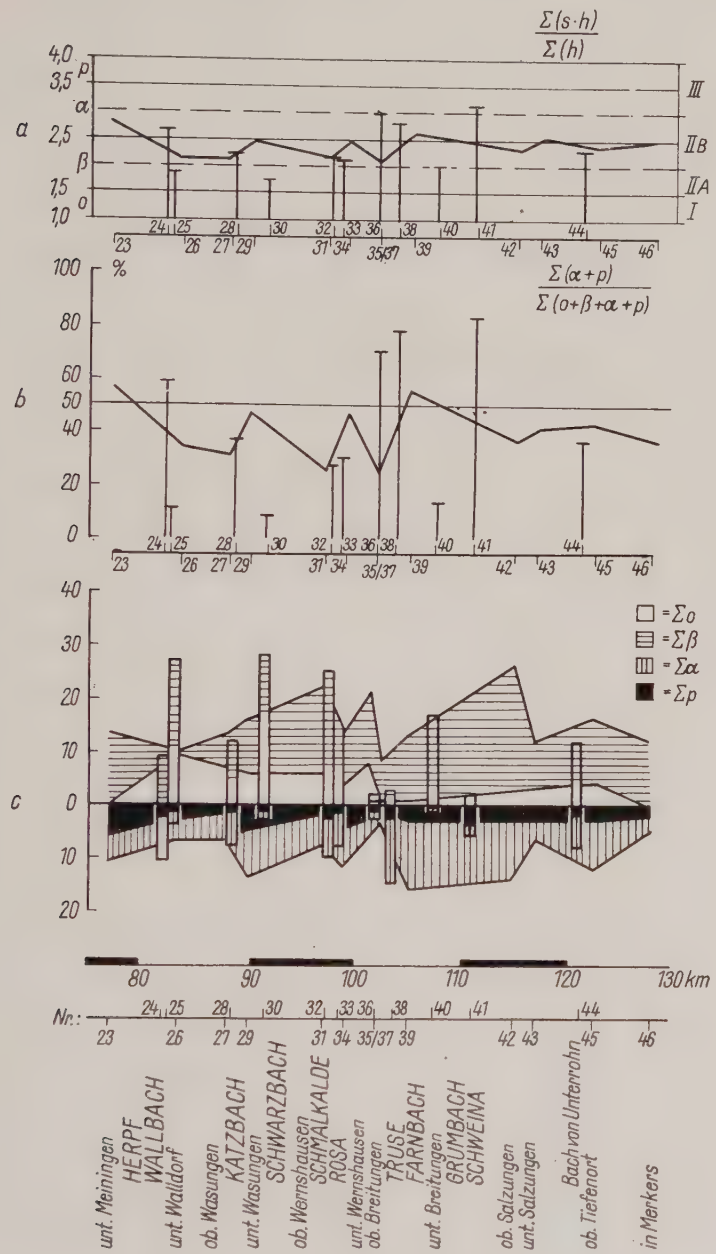


Abb. 4. Längsschnitte des Oberlaufes der Barbenregion der Werra. *a* Saprobienindices; *b* „relative Belastung"; *c* Besiedlungsdiagramm. (Im Diagramm der Saprobienindices sind auf der Ordinate links die Zonen des Saprobiensystems aufgetragen, rechts die Wasserbeschaffenheitsklassen nach den Richtlinien des Amtes für Wasserwirtschaft.) Die Mündungen der Nebenflüsse sind als Säulen dargestellt, in den Teilbildern a und b als T-förmige Säulen.

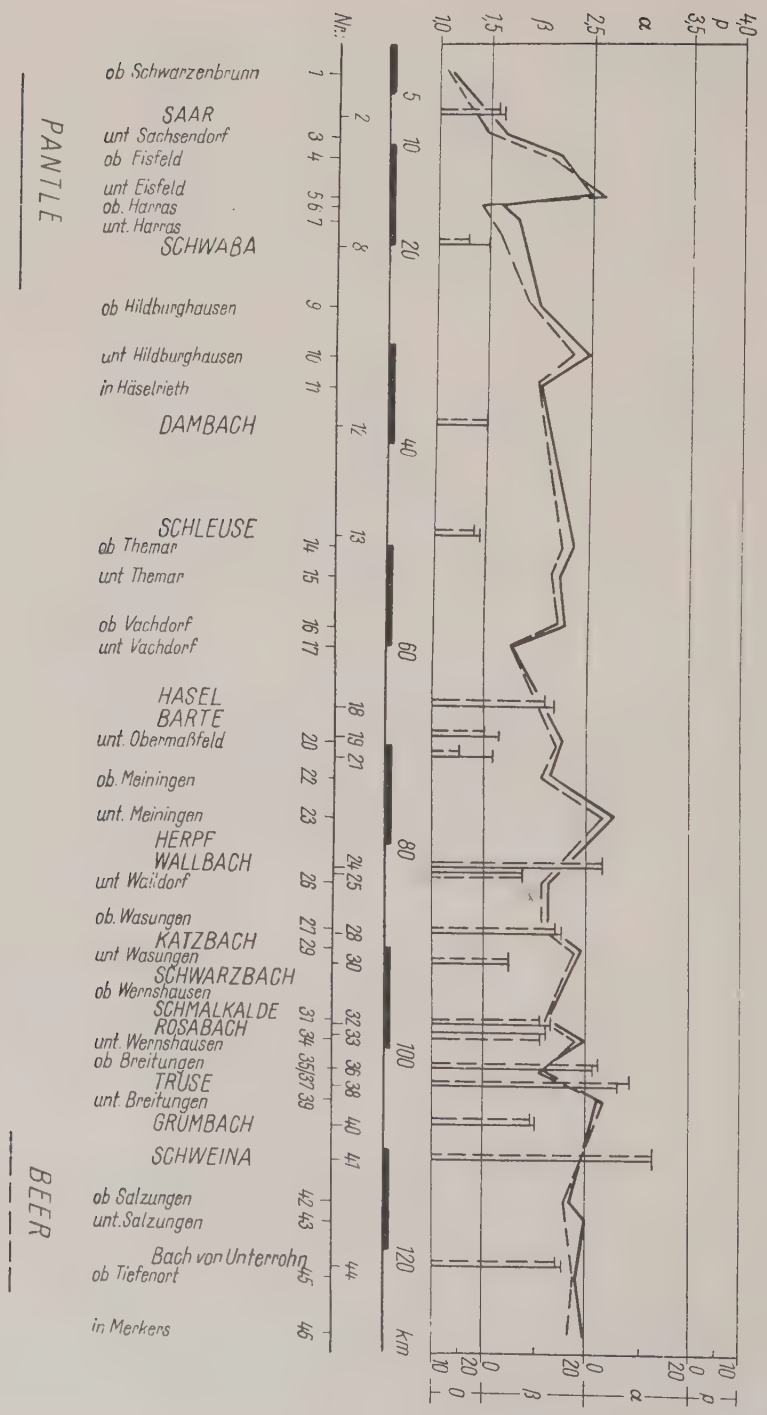

PANTLE
BEER
Nr.
ob Schwarzenbrunn
SAAR
unt Sachsendorf
ob Fisfeld
unt Eisfeld
ob. Harras
unt. Harras
SCHWABA
ob Hildburghausen
unt Hildburghausen
in Häselrieth
DAMBACH
SCHLEUSE
ob Themar
unt Themar
ob Vachdorf
unt Vachdorf
HASEL
BARTE
unt. Obermaßfeld
ob. Meiningen
unt. Meiningen
HERPF
WALLBACH
unt Walldorf
ob. Wasungen
KATZBACH
unt Wasungen
SCHWARZBACH
ob Wernshausen
SCHMALKALDE
ROSABACH
unt. Wernshausen
ob Breitungen
TRUSE
unt. Breitungen
GRÜMBACH
SCHWEINA
ob Salzungen
unt. Salzungen
Bach von Unterrohn
ob Tiefenort
in Merkers
km
α
β
p

Abb. 5.

leitung von Abwässern der Metallindustrie verödet sind. Ebenso machen sich in Merkers Abwässer der Kaliindustrie durch eine leichte Verödung bemerkbar. Die Verödungen sind als Incisuren des Diagrammes zu erkennen.

Für die als Säulen in den Diagrammen dargestellten Mündungen der Nebenflüsse ist zu erkennen, daß der Zustand der rechtsseitigen Nebenflüsse zum Teil bedeutend schlechter ist als der der Werra. Die größeren unter den rechtsseitigen Nebenflüssen sind ebenfalls durch Abwässer der Metallindustrie schwer geschädigt und auch durch größere Ortschaften erheblich belastet. Stellt man alle Daten zu einer Gütekennlinie der Werra zusammen (Abb. 6 oben), so sind die Veränderungen im Verlauf des Flusses besonders deutlich. Am auffälligsten ist die durchweg steigende Tendenz der Linie über den gesamten Flußlauf. Während im Oberlauf auf die Spitzen der Belastung stets Strecken intensiver Selbstreinigung folgen — erkenntlich am steilen Abfall der Kurve —, so wird die Linie flußabwärts immer flacher, die Kurve verläuft immer gemäßigter. Der Fluß nähert sich offensichtlich einem mittleren Zustand an der Grenze der β- zur α-Zone. Die Selbstreinigungsvorgänge sind im Mittellauf der Werra nicht mehr von so tiefgreifendem Einfluß auf den Zustand des Gesamtgewässers, aber auch größere Ortschaften verursachen keine so großen Belastungsspitzen wie im Oberlauf. Das Gesamtgeschehen im Vorfluter erscheint gemäßigter, die Gütekennlinie scheint sich einem Endwert an der Grenze der β- zur α-Zone zu nähern.

Diese Feststellung ist als Erfahrungstatsache allgemein bekannt: ein Gewässer mit größerer Wasserführung unterliegt — wenn nicht besondere Störungen einwirken — diesem mittleren Zustand. Die Schwankungen im Belastungszustand des Vorfluters werden immer geringer, je größer und träger der Fluß ist. Als Ursache für diese Erscheinung kommen verschiedene hydrographische Veränderungen in Betracht:

Mit der Entfernung von der Quelle steigt die Temperatur, während Gefälle und Fließgeschwindigkeit abnehmen. Die Wasserführung steigt, mit ihr die Tiefe und Breite des Flusses. Aus diesen Veränderungen resultieren eine Reihe von Faktoren, die für das biologische Geschehen im Vorfluter wesentlich sind: Mit größerer Tiefe, größerer Wasserführung und geringerem Gefälle wird das Lichtklima im Fluß besonders für die bodennahen Schichten schlechter. Die geringere Lichtdurchdringung und die verlängerte Umwälzzeit machen sich auf die Sauerstoffaufnahme und -produktion verringernd bemerkbar. Das Verhältnis Wassermasse zur Bodenfläche wird mit steigender Tiefe größer, dazu kommt noch die verlängerte Umwälzzeit, so daß jeder Teil der Wassermasse seltener und insgesamt kürzer mit dem Boden Kontakt bekommt. Ein großer Teil der Abbauvorgänge spielt sich aber gerade in der Wasser-Boden-Kontaktzone ab. Des weiteren ist im trägen Fluß die Aufwirbelung des Bodenbelages — in ihrer Wirkung dem Belebtschlammverfahren ähnlich — schwächer als im reißenden Oberlauf.

All das gilt für die Werra in besonderem Maße, da eine große Zahl kleiner Stau- und Wehre im Unterlauf liegen. Diese Wehre überstauen im flachen Unterlauf größere Flächen als im steilen Oberlauf. Es kommt dadurch zu einer beträchtlichen Sedimentation der nicht völlig mineralisierten Schwemmstoffe aus dem Oberlauf, die einen nicht zu unterschätzenden trophierenden Einfluß haben. Maßnahmen der

←

Abb. 5. Biologischer Gütelängsschnitt der Werra.
——— nach Pantle (linke Ordinatenteilung);
--------- nach Beer (rechte Ordinatenteilung).

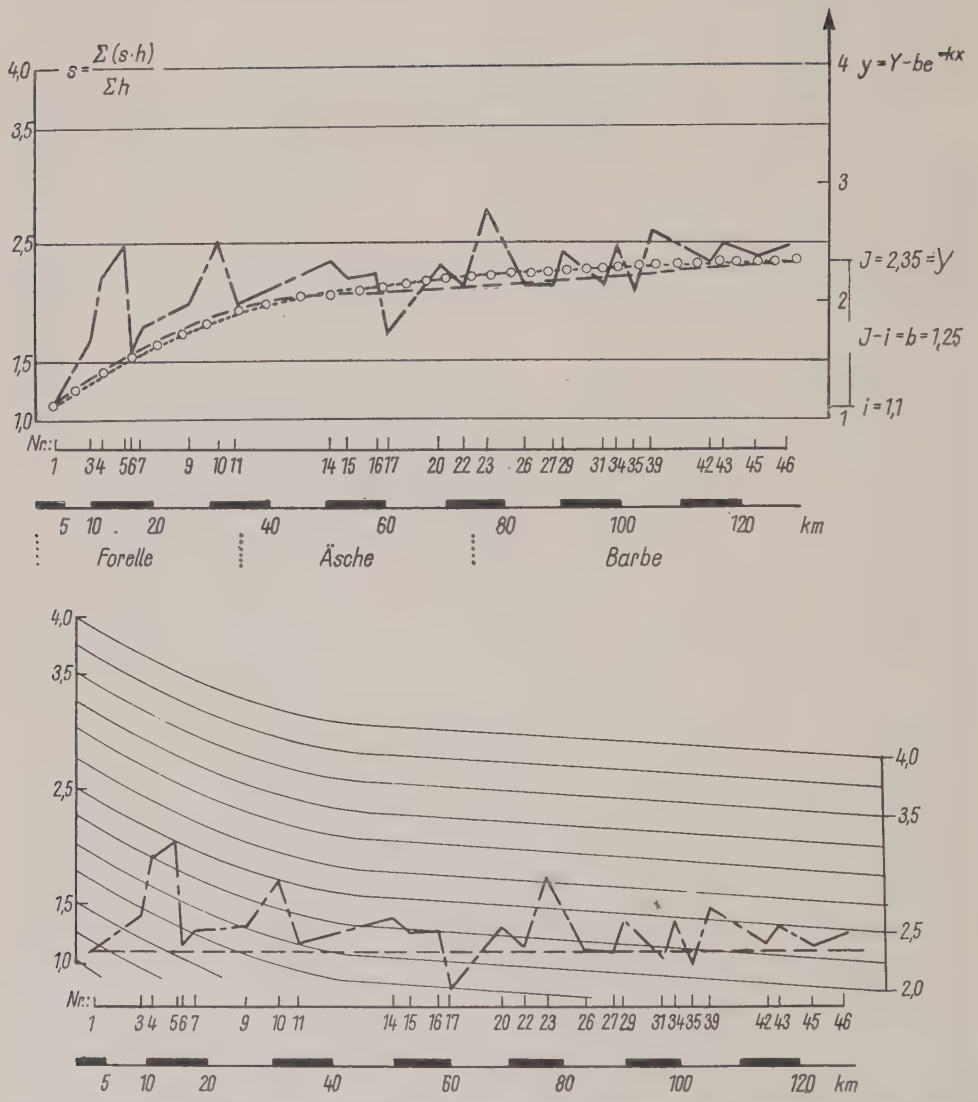


Abb. 6. Biologischer Gütelängsschnitt der Werra nach PANTLE. Oben: einfacher Längsschnitt nach PANTLE; unten: reduzierter Längsschnitt; ·-·-·-·-· Gütekennlinie nach PANTLE; ----- reduzierte Gütekennlinie.

Wasserbehörde wirken schließlich in derselben Richtung. Im Zusammenhang mit der Bewässerung werden im Sommerhalbjahr innerhalb bestimmter Zeiträume die Wehre gezogen. Das Abschwemmen und Umsetzen des Schlammes aus und in den Stauräumen führt zu Störungen des Sauerstoffhaushaltes, die sich im biologischen Bild als gesteigerte organische Belastung bemerkbar machen.

Diese Faktoren bewirken im Hinblick auf das Gesamtgewässer und im Vergleich mit dem Oberlauf eine relative Verringerung der Selbstreinigung (pro Kilometer

Flußlauf), also eine weiter abwärts anhaltende Belastung. Dem steht die größere Verdünnung eingeleiteter Abwässer entgegen, ebenso bewirkt die erhöhte Temperatur eine Steigerung der Abbauvorgänge (Selbstreinigung pro Einheit der Wassermenge). Es ist offensichtlich, daß aus allem ein stabiler, mittlerer Zustand der organischen Belastung resultiert. In das Bild der biologischen Gütebetrachtung übertragen bedeutet das im Verlauf des Flusses eine Näherung der Gütekennlinie in der Art der gedämpften Schwingung an einen bestimmten Ordinatenwert.

Hier offenbart sich ein Nachteil der Darstellung nach PANTLE: Alle Maxima der Belastung sind auf die gleiche, waagerechte Grundlinie bezogen und liegen im Beispiel der Werra auf etwa der gleichen Ordinatenhöhe im Oberlauf wie im Unterlauf, obwohl die Kurve insgesamt deutlich steigende Tendenz hat.

b) *Die reduzierte* PANTLE-*Linie*

Verbindet man die Minima der Kurve, welche nach Strecken intensiver Selbstreinigung auftreten, so erhält man eine durchlaufend zunächst steil, dann immer flacher ansteigende Kurve (Abb. 6 oben).

Diese Linie ist nichts weiter als eine neue Grundlinie für die Gütekennlinie. Fußpunkt ist nicht mehr der Saprobienindex eins, sondern eine im Gewässer selbst gegebene Größe, eben jener Zustand einer gewissen Restbelastung vor der erneuten Zufuhr belastender Abwässer. Also jener Zustand, auf dem das „Spiel der Kräfte" von Verunreinigung und Selbstreinigung erneut beginnt. Eine solche neue Grundlinie als Abszisse zu wählen (Abb. 6 unten), ist schon deshalb berechtigt, weil die Unterlieger nicht für jenen Restbestand der Belastung verantwortlich sind, die von den Oberliegern herrühren. Die so veränderte, auf die neue Grundlinie bezogene Gütekennlinie (Abb. 6 unten) offenbart die wahre Größe der zugeführten Belastung gut. Jetzt liegen die Gipfel der Belastung, die von Ortschaften etwa gleicher Größe herrühren, im Lauf des Flusses betrachtet, auf einer fallenden Linie, gegenüber der horizontalen Linie im ursprünglichen Bild (Abb. 6 oben).

Kleinere Orte verursachen nun im Oberlauf höhere Gipfel als größere Orte am Unterlauf, ein durchaus exaktes Bild, da die Verdünnung durch die erhöhte Wasserführung in diesem Sinne wirken muß. Zugleich erhält man in der Fläche unter den Gipfelpunkten der Kurve ein Maß für die organische Belastung, bezogen auf die Wassermasse. So bietet die reduzierte Form der PANTLE-Gütekennlinie ein bemerkenswert reales Bild der Verhältnisse im Vorfluter.

Da aber kein Bild ideal ist, ergeben sich Punkte, die zunächst in kein Schema passen wollen. Das sind jene Unterschreitungen der neuen Grundlinie, die zum Teil weit außerhalb der Fehlergrenze liegen (Stationen 17, 31, 35). Die nähere Betrachtung gerade dieser Stellen gibt eine Klärung: Es handelt sich hierbei durchweg um sehr flache Geröllstrecken unterhalb größerer Wehre. Diese gut zugänglichen Stellen wurden natürlich in die Untersuchung einbezogen, obwohl sie für den entsprechenden Abschnitt des Flusses nicht repräsentativ sind. Hier findet sich eine Lebensgemeinschaft, die dem übrigen Charakter des Flusses nicht entspricht, da die hydrographischen Bedingungen wie Strömungsgeschwindigkeit, Belüftung, Wassertiefe und Bodengestalt erheblich von dem für die Region Typischen abweichen. So fallen diese Stellen als nicht repräsentativ aus dem Rahmen der Beurteilung, denn die hydrographischen Bedingungen entsprechen zum Teil denen des Oberlaufes, was sich schließlich in einem zu geringen Saprobienindex kundtut. Hier zeigt sich, welchen großen Einfluß die hydrographischen Bedingungen auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft haben, und wie wich-

tig es ist, bei biologischen Untersuchungen darauf zu achten, daß Stellen untersucht werden, die in ihrem gesamten Charakter repräsentativ sind für das Gewässer in dem entsprechenden Abschnitt.

c) *Der Saprobienindex als Ausdruck von Trophieveränderungen bei Fließgewässern*

Die reduzierte Pantle-Kennlinie trifft die Verhältnisse unter Berücksichtigung der Fehlergrenze so ideal, daß man versucht ist, eine Modellvorstellung für dieses Bild zu gewinnen. Die reduzierte Kennlinie teilt den Bereich der vom Fluß durchlaufenen Saprobienindices in zwei Bereiche. Unterhalb der Linie entsteht eine mit der Quellentfernung stetig wachsende Fläche, oberhalb der Linie bleiben die Spitzen und Flächen wechselnder Belastung.

Voraussetzung der reduzierten Kennlinie war die Festlegung, daß die zugeführte Belastung im Gewässer nach bestimmter Laufzeit nicht mehr als Belastung zu registrieren sei, sondern als integrierender Bestandteil in das Gewässer eingegangen ist. Das bedeutet, daß die Lebensgemeinschaft des Unterlaufes in ihrem Saprobienindex nicht mehr die bloße Belastung, sondern zwei Veränderungen anzeigt, erstens die aktuelle Belastung durch die unmittelbaren Oberlieger — Saprobienindices oberhalb der reduzierten Linie —, zweitens einen Einfluß des Oberlaufes, der zu einer ständigen Erhöhung des Index mit der Quellentfernung führt — Saprobienindices unterhalb der reduzierten Linie.

Der Verlauf der Kurve zeigt, daß es sich bei letzterem Vorgang um einen stetigen Prozeß handelt, der abhängig ist von der Quellentfernung. Damit ist die oben getroffene Voraussetzung einer Aufnahme der „Restbelastung" als Bestandteil des Gewässers bestätigt. Der Fluß nimmt nach annähernd abgeschlossener Selbstreinigung einen Teil der Restbelastung als integrierenden Bestandteil auf, die Lebensgemeinschaft des Gewässers ändert sich mit der Quellentfernung dementsprechend, was im Saprobienindex als fortlaufende Erhöhung seinen Ausdruck findet.

Der Saprobienindex drückt demnach tatsächlich zwei Vorgänge aus: Den Einfluß des Oberlaufes, Veränderungen im Stoffhaushalt des Gewässers, die nicht im eigentlichen Sinne als Belastung aufzufassen wären, sondern im Sinne einer „Düngung" integrierender Bestandteil des Gewässers werden. Der zweite, im Saprobienindex erfaßte Vorgang ist die unmittelbare organische Belastung des Vorfluters und in ihrem Gefolge die Selbstreinigung.

Der erstgenannte Vorgang einer fortlaufenden Erhöhung des Saprobienindex ist eine allgemeine Erfahrungstatsache: Kein größerer Fluß befindet sich nach längerer Laufzeit noch im oligosaproben Zustand; selbst unter natürlichen Verhältnissen wäre ein größerer Fluß stets β-mesosaprob. Es liegt nahe, diese Veränderungen in der Lebensgemeinschaft, wie sie ihren Ausdruck in dem Zuwachs im Saprobienindex finden, auf natürliche Ursachen zurückzuführen. Dabei drängt sich unwillkürlich der Gedanke an eine Veränderung im Trophiegrad des Gewässers auf, wobei allerdings zu betonen ist, daß Trophie und Saprobie streng zu trennende Begriffe sind. Der Trophiebegriff ist Maß der Nährstoffzufuhr und der Nährstoffakkumulation, der Begriff der Saprobie betrifft hingegen als Maß der organischen Belastung den Abbau organischer Substanz. So stehen Trophie und Saprobie als Teile eines natürlichen Zyklus in einem Nachfolgeverhältnis zueinander. Auf die verstärkte Nährstoffzufuhr und -anreicherung und die dadurch verstärkte Produktion organischer Substanz folgt ein verstärkter Abbau organischer Substanz.

In das Schema des Saprobienindex übertragen bedeutet das, daß die Trophierung eines Gewässers eine Erhöhung des Saprobienindex zur Folge haben wird.

Ein oligosaprobes Gewässer verwandelt sich durch die Trophierung in ein β-mesosaprobes Gewässer und kann unter extremen Bedingungen (rasante Trophierung der Seen) stellenweise α-mesosaproben Charakter annehmen.

Während wir über die Trophierung als Nährstoffakkumulation in Seen gut unterrichtet sind, fehlen uns hierfür bei den Fließgewässern tiefere Einsichten. Doch darf man der verstärkten Anreicherung von Nährstoffen im Laufe der Zeit im See wohl beim Fluß die verstärkte Nährstoffzufuhr im Laufe der örtlichen Veränderung gegenüberstellen. Ein bedeutender Unterschied liegt allerdings darin, daß die Trophierung des Sees autochthoner Natur sein kann, während sie für den Fluß stets einen rein allochthonen Vorgang darstellt.

Überträgt man diesen Gedanken in das Schema des Saprobienindex, so entspräche der Erhöhung des Saprobienindex im See, aufgetragen über die Zeit, beim Fluß eine Erhöhung des Saprobienindex, aufgetragen über den Ort.

Während die Trophierung in Abhängigkeit von einer Summe von Faktoren verläuft, von denen einige bekannt, andere nur sehr schwer zu erfassen sind, ist die Erhöhung des Saprobienindex, als Folge einer Trophierung betrachtet, ein rein biologisches Phänomen, das als komplexer Vorgang einer „Saprobisierung" klar zu erfassen ist.

Als hauptsächlicher Faktor für die Trophierung eines Fließgewässers kommt neben den oben schon genannten hydrographischen Veränderungen mit der Entfernung von der Quelle vor allem die Belastung mit organischer Substanz und düngenden Mineralien aus den Abwässern in Frage. Der organischen Belastung muß man dabei auch nach erfolgtem weitgehendem Abbau durch die Selbstreinigung noch eine gewisse düngende Wirkung auf das Gewässer zuschreiben. Die Veränderungen im Trophiegrad eines Fließgewässers müßten im Oberlauf — aufgetragen über den Ort — rascher erfolgen und stärker sein als im Unterlauf. Im Oberlauf wechseln die hydrographischen Bedingungen auf kürzeren Strecken als im Unterlauf, und der Einfluß von Abwässern und anderen Zuflüssen, etwa Meliorationsabläufen, wirkt infolge der geringeren Verdünnung im Oberlauf stärker als im Unterlauf. Schließlich werden sich die Veränderungen im Trophiegrad eines Fließgewässers einem Endzustand nähern, bei dem Nährstoffzufuhr und -abfuhr durch die fließende Welle sowie Produktion und Abbau organischer Substanz in ein dynamisches Gleichgewicht kommen.

In welcher Weise die „Düngung" des Flusses zum Gegenstand der Betrachtung gemacht wurde, ist bei der Darstellung der reduzierten PANTLE-Kennlinie ausführlich besprochen worden. Der Verlauf der Kurve bestätigt unseres Erachtens die oben angestellten Überlegungen und Schlüsse vollauf, so daß man in der fortlaufenden Erhöhung des Saprobienindex in Abhängigkeit von der Quellentfernung einen Ausdruck der Trophieveränderungen im Fluß sehen darf.

Es liegt nahe, für den so auffälligen Verlauf der reduzierten Kennlinie nach einem mathematischen Modell zu suchen, das die Verhältnisse innerhalb der Fehlergrenze in klarer Form widerspiegelt. Das Ergebnis dieser Untersuchung ist die am rechten Rand der Abb. 6 (oben) bezeichnete und als o..o..o..-Linie eingetragene Kurve.

Die reduzierte PANTLE-Kennlinie gehorcht unter Berücksichtigung der Fehlergrenze in reiner Abhängigkeit von der Quellentfernung weitgehend der Funktion:

$$y = Y - be^{-kx},$$

einer Funktion der exponentiellen Annäherung an einen Endzustand, wie sie für biologische Wachstumsvorgänge vielfach typisch ist (etwa x Zeit, y Ertrag).

In der Abb. 6 sind auf der Ordinate wie stets die Saprobienindices eingetragen, auf der Abszisse die Quellentfernung in Kilometer, wobei der Anfangspunkt der Kurve (Station Nr. 1) bei Kilometer 4 liegt. x wird in der Funktion von diesem Punkt ab gezählt, so daß x als (km Quellentfernung — 4) in die Gleichung eingeht.

Die Konstanten der Funktion sind aus dem Diagramm einwandfrei zu bestimmen und bedeuten folgendes:

Y, der Endwert der Funktion, $= 2{,}35$;

b, der von der Funktion durchlaufene Ordinatenbereich, $= 2{,}35 - 1{,}1 = 1{,}25$.

Die Konstante k ist nach der Gleichung

$$k = \frac{l}{x} \ln \frac{b}{Y - y}$$

einwandfrei aus der Kurve zu bestimmen und beträgt für die Werra im Mittel $k = 0{,}033$/km.

Auf eine nähere Diskussion der Funktion, besonders ihres Steigungsmaßes, sei hier verzichtet. Die Abb. 6 (oben) zeigt unter Berücksichtigung der angegebenen Fehlergrenze eine gute Übereinstimmung zwischen der reduzierten Kennlinie nach PANTLE und der entwickelten natürlichen Exponentialfunktion. Auch diese Übereinstimmung der reduzierten Kennlinie mit einer natürlichen Exponentialfunktion scheint uns ein deutlicher Hinweis zu sein auf einen Zusammenhang zwischen der Erhöhung des Saprobienindex im Verlauf des Flusses und der Trophierung des Vorfluters, welche bedingt ist durch düngende Abwässer der Ortschaften.

Tabelle 2. Faunenliste der Werra im Kaligebiet. 1951/52 aus ALBRECHT (1954), 1957 nach eigenen Untersuchungen

1951/52	1957
	Hydrozoa
	Cordylophora caspia
	Rotatoria
	Brachionus plicatilis
Oligochaeta	Oligochaeta
Naididae	*Nais elinguis*
	Tubificidae
Hirudinea	Hirudinea
Herpobdella octoculata	*Herpobdella octoculata*
Gastropoda	Gastropoda
Ancylus fluviatilis	
Theodoxus fluviatilis	*Theodoxus fluviatilis*
Potamopyrgus crystallinus carinatus	*Potamopyrgus crystallinus carinatus*
	Ostracoda
	Cyprinotus salinus
	Cypridopsis aculeata
	Copepoda
	Cyclops bisetosus
	Amphiascus clandestinus
	Amphipoda
	Niphargus spec.

Fortsetzung der Tabelle 2

1951/52	1957
Odonata	Odonata
Ischnura elegans	*Ischnura elegans*
Calopteryx splendens	*Calopteryx splendens*
Rhynchota	Rhynchota
Nepa cinerea	*Sigara spec.*
Corixa punctata	
Coleoptera	Coleoptera
Haliplus spec.	*Haliplus fluviatilis*
	Haliplus lineatocollis
	Deronectes elegans
	Philhydrus frontalis
Trichoptera	Trichoptera
Hydroptila spec.	*Hydroptila spec.*
Halesus interpunctatus	
Mesophylax impunctatus	
Stenophylax spec.	
Diptera	Diptera
	Psychodidae
	Pericoma spec.
	Heleidae
	Culicoides spec.
Tendipedidae	Tendipedidae
Procladius spec.	*Procladius spec.*
Eucricotopus spec.	*Eucricotopus spec.*
Trichocladius spec.	*Trichocladius spec.*
Rheocricotopus spec.	*Rheocricotopus spec.*
Eudactylocladius spec.	*Eudactylocladius spec.*
Tendipes halophilus-Typ	*Tendipes halophilus*-Typ
	Tendipes salinarius-Typ
Tendipes plumosus	*Tendipes plumosus*
	Tendipes thummi
Glyptotendipes paripes	
	Sergentia spec.
Eutanytarsus-Gruppe	*Eutanytarsus*-Gruppe
Tipulidae (zum Teil nicht bestimmt)	Tipulidae (zum Teil nicht bestimmt)
Tipula gigantea	*Tipula spec.*
Limnophila spec.	
Tabanidae	Tabanidae
Tabanus spec.	*Chrysops spec.*
	Dolichopodidae
	Argyra ? spec.
	Syrphidae
	Eristalis spec.
	Ephydridae
	Ephydra spec.
	Scatella spec.
	Anthomyiidae
	Limnophora (Calliophrys) spec.

Es liegt nahe, für die Veränderungen der Lebensgemeinschaften eines Flusses unter natürlichen Verhältnissen, die Ausdruck einer Trophierung des Flusses durch verstärkte Nährstoffzufuhr im Lauf des Gewässers sind, eine ähnliche Funktion anzunehmen. Diese Funktion würde allerdings flacher verlaufen, es wären zumindest $k < 0{,}033$ und alle übrigen Konstanten ebenso kleiner anzusetzen.

Hiermit wäre am Beispiel der Werra eine erste Modellvorstellung für die Veränderungen der Lebensgemeinschaften eines Fließgewässers in Abhängigkeit von der „Düngung" des Gewässers gewonnen. Eine Modellvorstellung, von der wir annehmen dürfen, daß sie in ähnlicher Form auch für die Trophierung eines Fließgewässers unter natürlichen Bedingungen zutrifft, wenn auch das „Modell" durch verbesserte und erweiterte Untersuchungen noch manche Änderung erfahren wird.

d) *Das Kaligebiet der Werra*

Über diesen Abschnitt der Werra liegen bereits verschiedene Untersuchungen vor. Ebeling (1933) stellte noch keine bedeutende Veränderung der Fauna gegenüber dem oberen, nicht versalzten Teil der Werra fest. Lediglich ein verstärktes Auftreten kleiner Tendipediden (*Orthocladiinae*) bemerkte er als erste Veränderung in der Fauna.

Nach den Untersuchungen von Albrecht (1954) war die Fauna der Werra im Kaligebiet in den Jahren 1951/52 stark verarmt. Die Zahl der von Albrecht nachgewiesenen Arten ist sehr gering (Tabelle 2 links). Im Hauptgebiet der Versalzung von Zella bis Hörschel konnten nur 13 Arten aus vier Ordnungen nachgewiesen werden; insgesamt enthält die Faunenliste bei Albrecht 27 Arten aus acht Ordnungen des Tierreiches.

Gegenüber diesem Befund weist die Untersuchung von 1957 erhebliche Veränderungen auf: Es wurden insgesamt 40 Arten aus 13 Ordnungen beobachtet; im Hauptversalzungsgebiet fanden sich 30 Arten aus acht Ordnungen (Tabelle 2 rechts). Dabei kamen 1952 nur zwei, 1957 neun halophile Arten vor. Es ergibt sich bei dem Vergleich der beiden Untersuchungen ein erheblicher Rückgang der Verarmung der Fauna im Kaligebiet bei gleichzeitig vermehrtem Auftreten halophiler Arten. Ein direkter Zusammenhang dieser auffälligen Veränderungen in der Zusammensetzung und Verbreitung der Fauna mit der wechselnden Versalzung des Flusses (Tabelle 3) ist nicht zu erkennen. Ganz offensichtlich hat sich im Kaligebiet der Werra in den Jahrzehnten der Versalzung noch kein auch nur einigermaßen stabiles Gleichgewicht in der Fauna herausgebildet.

Über die Ursache der Veränderungen im Faunenbestand der Werra lassen sich nach den vorliegenden drei Untersuchungen keine sicheren Aussagen machen. Entweder ist der Prozeß der Herausbildung einer charakteristischen Lebensgemeinschaft in der Werra selbst nach 2 Jahrzehnten der Versalzung noch im Anfangsstadium. Für diesen Gedanken spricht das vermehrte Auftreten halophiler Arten in den letzten Jahren, gegen ihn spricht, daß auch euryöke Arten in stark wechselnder Zahl auftreten. Die zweite Möglichkeit der Deutung des Befundes liegt in der bekannten Giftwirkung der Kaliabwässer, besonders der im Übermaß vorhandenen K^+-Komponente. Mit dem Salzgehalt wechselt auch dieser Faktor, der bei hohem Salzgehalt eine Verarmung der Fauna bewirkt, so daß paradoxerweise bei niedrigerem Salzgehalt der bloße Einfluß der Versalzung stärker hervortritt, während bei hohem Salzgehalt infolge des K^+-Überschusses eine Verarmung der Fauna — auch an halophilen Arten — eintritt. Besonders bei Berücksichtigung der Tatsache, daß die Jahre 1951/52, in denen Albrecht ihre

Tabelle 3. Varianz der Jahreshauptzahlen von 1948 bis 1958 in der Werra bei Gerstungen. M Jahresmittelwert; HH höchster im Jahre beobachteter Wert; NN niedrigster im Jahre beobachteter Wert

Jahr	Chlorid in mg/l			Ges. Härte in d°			Kalium in mg/l			MQ m^3/s
	M	HH	NN	M	HH	NN	M	HH	NN	
1948	2492	6290	100	51	121	12	149	253	104	30,3
1949	4002	7880	1020	80	179	28	240	310	115	15,1
1950	2754	5700	850	59	118	25	145	189	96	30,0
1951	3841	9760	450	85	179	18	197	367	92	24,2
1952	3459	9980	460	80	230	22	182	392	90	26,9
1953	5844	14780	620	129	302	27	327	549	95	20,5
1954	4797	12320	800	112	264	25	263	388	139	20,6
1955	3785	7800	475	76	154	18	195	308	106	29,2
1956	2787	5990	700	55	119	24	132	220	72	39,6
1957	3982	9015	1165	82	193	27	238	438	142	27,7
1958	3433	7200	500	70	140	18	186	299	118	38,0

Untersuchungen durchführte, extrem trockene Sommer aufwiesen, erscheint die zweite Deutung als mindestens teilweise zutreffend.

Fest steht, daß sich im Kaligebiet der Werra nach Jahrzehnten der Versalzung noch keine charakteristische Lebensgemeinschaft herausgebildet hat, und auch der Bestand an halophilen Arten sehr stark schwankt. Ursache dafür scheint nicht nur der wechselnde Salzgehalt in der Werra zu sein, sondern in Verbindung mit ihm die schwankende toxische Wirkung der K-Ionen.

4. ZUR EINSTUFUNG DER SAPROBIONTEN IN DAS SAPROBIENSYSTEM

Grundlage der gesamten biologischen Wasseranalyse ist das Saprobiensystem, eine Zusammenstellung der Arten entsprechend ihren Ansprüchen und ihrer Plastizität gegenüber der Belastung ihres Lebensraumes mit organisch-fäulnisfähiger Substanz. Die einzelnen Systeme umfassen im allgemeinen die vier bekannten Klassen, doch in der Einstufung einzelner Arten widersprechen sich die verschiedenen Systeme, da die Einstufung auf bloßen allgemeinen Erfahrungen über die Verbreitung der Arten beruht.

Hier erschließt die statistische Auswertung biologischer Untersuchungen an Vorflutern neue Möglichkeiten, denn sie erlaubt exakte Rückschlüsse auf die Verbreitung in den einzelnen Zonen des Saprobiensystems und damit Rückschlüsse auf die ökologische Plastizität der Saprobionten und ihre Einstufung in das Saprobiensystem. Man braucht zu diesem Zweck nur den Weg der biologischen Wasseranalyse gewissermaßen rückwärts zu gehen. Während man zuerst an Hand der Besiedlung feststellte, welcher Zone des Saprobiensystems die Untersuchungsstationen angehörten, betrachtet man nun die einzelnen Arten in ihrem Saprobiegrad, stellt ihre Verbreitung, die Häufigkeit ihres Vorkommens innerhalb der verschiedenen Stufen des Saprobiensystems fest.

Untersuchungen zu dieser Frage liegen bereits vor. Beer (1958) stellt fest, in wieviel Prozent der Proben aus den einzelnen Saprobiewertgruppen die betreffende Art vorkam.

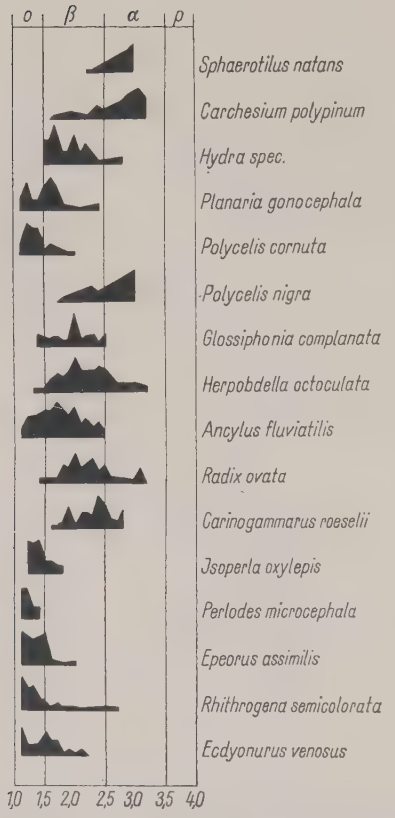


Abb. 7. Häufigkeitsverteilung einiger Saprobionten innerhalb der Klassen des Saprobiensystems.

Im Gegensatz dazu ist bei der vorliegenden Untersuchung (Abb. 7) die Häufigkeitsverteilung einiger Arten über die einzelnen Zonen des Saprobiensystems dargestellt. Es wurde dazu das Vorkommen der betreffenden Art in ihrer Häufigkeit für jedes $^1/_{10}$ des Saprobienindex aus den 168 Proben der Werrauntersuchung ermittelt. Die dabei erhaltenen Häufigkeitssummen je $^1/_{10}$-Index wurden noch reduziert auf die mittlere Zahl von sieben Proben je $^1/_{10}$-Index und dann direkt auf der Ordinate aufgetragen, während die Abszisse die Teilung der Saprobienindices trägt. Dieses etwas umständliche Verfahren erscheint uns genauer und erfolgreicher als die bloße Feststellung des Vorkommens der Art in Prozent der Aufnahme der Saprobiewertgruppen. Schließlich ist nicht das unter Umständen nur ganz vereinzelte Vorkommen der Art bei einem bestimmten Saprobienindex von Bedeutung, sondern vor allem die Häufigkeit des Vorkommens, die einen gewissen Ausdruck des Gedeihens der Art darstellt. Die Abb. 7 zeigt das Ergebnis der Auswertung für 16 Arten. Das Bild ist infolge des geringen Materials natürlich unausgeglichen, es läßt aber doch deutliche Schwerpunkte der Verbreitung einzelner Arten erkennen und macht die unterschiedliche Plastizität der Arten deutlich. Der Schwerpunkt der einzelnen Flächen gibt an, wie die Art bei einer Gewässeruntersuchung nach PANTLE zu bewerten wäre.

Dabei ist in Fließgewässern noch zu berücksichtigen, daß neben der organischen Belastung noch andere Faktoren hydrographischer, geographischer und historischer Art von Einfluß auf die Verbreitung der Art sein können, Faktoren, die in jedem einzelnen Fall zu prüfen wären. Erstrebenswert ist es auch, die Verbreitung bestimmter Arten des Saprobiensystems in Verbindung mit chemischen Faktoren der organischen Belastung zu untersuchen. Allerdings ist die Summe der Möglichkeiten, die dabei von Bedeutung sind, nur sehr schwer zu erfassen. Auch in diesem Zusammenhang bedeutet die exakte Feststellung der Verbreitung der Saprobionten innerhalb der einzelnen Klassen des Saprobiensystems einen erheblichen Fortschritt, da die klare Einstufung der Arten in vier Klassen unter Berücksichtigung einer gewissen ökologischen Plastizität vergleichende Untersuchungen mit chemischen Ergebnissen sehr erleichtert.

Auf diese Weise bekäme die biologische Gewässeranalyse ein exakt erfaßtes Fundament. Das Saprobiensystem, heute noch mehr oder weniger eine Summe von Erfahrungstatsachen, würde auf diesem Wege vielseitig und exakt begründet werden.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Am Beispiel der Werra werden die verschiedenen Verfahren der biologischen Gewässeranalyse, besonders der Auswertung und der Darstellung biologischer Untersuchungen an Vorflutern in Längsschnitten dargestellt und vergleichend besprochen.

Ein Gütelängsschnitt der Werra nach Knöpp und Pantle wird gezeigt und in knapper Übersicht diskutiert. Eine reduzierte Form der Pantleschen Gütekennlinie wird entwickelt und zur neuen Grundlinie des Diagramms gemacht. Der reduzierte Längsschnitt gibt Einblick in die Verhältnisse der organischen Belastung im Verlauf des Flusses über 130 km. Die Teilung der vom Gewässer durchlaufenen Saprobienindices durch die reduzierte Form der Kennlinie in zwei Bereiche trennt den Einfluß des Oberlaufes vom Einfluß der unmittelbaren Oberlieger.

Die Möglichkeit einer Trophierung des Vorfluters durch den düngenden Einfluß der städtischen Abwässer wird an Hand des reduzierten Diagramms ausführlich besprochen und festgestellt, daß die „Saprobisierung" des Gewässers über 130 km Länge wahrscheinlich Ausdruck einer Trophierung ist. Als Modell zur reduzierten Gütekennlinie wird eine Funktion der exponentiellen Annäherung an einen Endzustand entwickelt. Dieses Modell läßt vermuten, daß es sich bei der „Saprobisierung" um einen auch unter natürlichen Verhältnissen abspielenden Vorgang handelt, der als Folgeerscheinung einer Trophierung angesehen werden darf.

Für das Kaligebiet der Werra werden die Untersuchungen von 1951/52 (Albrecht) und 1957 an Hand der Faunenlisten vergleichend besprochen. Die Untersuchung von 1957 ergab gegenüber 1951 einen bedeutenden Rückgang in der Verarmung der Fauna bei gleichzeitig vermehrtem Auftreten halophiler Arten. Es ist ersichtlich, daß sich in der Fauna im Kaligebiet der Werra noch kein ausgewogenes Gleichgewicht eingestellt hat.

Abschließend wird die Auswertung des Materials der Werrauntersuchung im Hinblick auf die Frage einer exakten Erfassung der ökologischen Plastizität der Saprobionten erörtert und am Beispiel von 16 Arten näher dargestellt.

6. Literatur

Albrecht, M.-L., 1954: Die Wirkung der Kaliabwässer auf die Fauna der Werra und Wipper. Zschr. Fischerei N. F. **3**.

Beck, W. M., 1954: Studies in Stream Pollution. Biology I. A simplificied ecological classification of Organisms. Quart. J. Fla. Acad. Sci. **17**, 4.

— 1955: Suggested Method for Reporting biotic Data. Sewage and industrial Wastes **27**, 16.

Beer, W.-D., 1958: Zur Problematik des biologischen Güteläng sschnittes von Fließgewässern, dargestellt am Beispiel der Weißen Elster. Wasserwirtschaft — Wassertechnik **8**, 5.

Ebeling, G., 1933: Ergebnisse der fischereibiologischen und fischereichemischen Untersuchungen von Kaliabwässern. Vom Wasser **8**.

Knöpp, H., 1954: Ein neuer Weg zur Darstellung biologischer Vorfluteruntersuchungen. Wasserwirtschaft **45**, 1.

Kolkwitz, R., 1950: Ökologie der Saprobien, Stuttgart.

Liebmann, H., 1951: Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. Band I, München.

— 1954: Zur Biologie des ungestauten und gestauten Stromes. Münch. Beitr. z. Abwasser-, Fischerei- u. Flußbiologie **2**.

Pantle, R., u. Buck, H., 1955: Biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. Gas- und Wasserfach **96**, 18.

Pantle, R., 1956: Biologische Flußüberwachung. Wasserwirtschaft **46**, 8.

Schräder, Th., 1932: Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Ufertierwelt fließender Gewässer. Zschr. Fischerei **30**.

Dipl.-Biol. Wolf v. Tümpling
Erfurt
Gustav-Adolf-Straße 10

Int. Revue ges. Hydrobiol	45	4	1960	535—565

Hubert Caspers und Helmut Schulz

Hydrobiologische Abteilung des Zoologischen Staatsinstitutes und Museums Hamburg.

Herrn Prof. Dr. A. Wetzel zur Vollendung seines 70. Lebensjahres gewidmet.

STUDIEN ZUR WERTUNG DER SAPROBIENSYSTEME

Erfahrungen an einem Stadtkanal Hamburgs

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 535
2. Bau und Wasserführung des Isebekkanals 536
3. Die Eutrophierungsfaktoren 536
4. Chemismus 539
5. Sediment und Bodenfauna 540
6. Plankton 542
   a) Gesamtliste 542
   b) Qualitative Befunde 542
   c) Quantitative Befunde 548
   d) Der Eutrophiegrad 553
7. Biologische Katastrophen 555
8. Das Problem der Gütestufung 557
9. Zusammenfassung 564
10. Literatur 565

„Die Basis des Saprobiensystems bilden die Sauerstoffverhältnisse der Gewässer."
(Wetzel 1958).

1. EINLEITUNG

Die Großstadt Hamburg wird von einer Reihe von Kanälen durchzogen, die dem Bootsverkehr dienen und — zum Teil — größeren Frachtkähnen zugänglich sind. Für letzteren Zweck müssen sie auf einer Mindesttiefe gehalten werden, was häufiges Baggern erfordert.

Bei den Hamburger Kanälen sind zwei Typen zu unterscheiden (s. Caspers 1953): einmal die „Fleete", die mit der Elbe in offenem Zusammenhang stehen und damit den Gezeiten unterworfen sind, und zum anderen die mit zum Alstersystem gehörenden Stadtkanäle, welche nur über Schleusen mit der Elbe kommunizieren, praktisch ihren Wasserstand also ständig halten.

Von letzteren soll hier ein Beispiel — der Isebekkanal — herausgegriffen werden: die biologische Untersuchung dieses Kanals gab Veranlassung, den Komplex der Saprobienstufung nach den bisherigen Systemen zu diskutieren.

Die biologische Untersuchung des Isebekkanals durch die Hydrobiologische Abteilung im Zoologischen Staatsinstitut Hamburg begann 1950 in Zusammenhang mit einer großräumigen Studie über die Hamburger Stadtgewässer (Caspers 1953). Sie wurde seitdem laufend fortgeführt, in den letzten Jahren intensiviert durch die Zusammenarbeit mit der Hamburger Baubehörde, Hauptabteilung Wasserwirtschaft.

2. BAU UND WASSERFÜHRUNG DES ISEBEKKANALS

Der Isebekkanal (Abb. 1) geht auf einen kleinen rechten Seitenfluß des Alsterlaufes zurück: die „Isebek" entspringt in einem heutigen Stadtteil Hamburgs; der Oberlauf wurde frühzeitig verrohrt bzw. er liegt trocken (abgesehen von wenigen Tagen, an denen Wasser aus einem Rückhaltebecken der Stadtentwässerung durchgeleitet wird). Die längste Strecke — 2860 m — wurde um 1910 bis zum Alsterlauf hin kanalisiert und damit für Lastkähne zugänglich gemacht, die über die Alsterbecken nach Passage der Schleusen Zugang zum Hafen und zur Elbe finden. Die Breite des Kanals beträgt 23 m (stellenweise Erweiterungen bis 50 m), die Tiefe von 2 m wird durch Baggern — zuletzt 1959 — aufrechterhalten (s. unten). Die Ränder bestehen streckenweise aus Böschungen (etwa 1280 m), der Rest aus Steilwänden. Die Bebauung der Umgebung hatte nach Geländeerhöhung (um 1860) begonnen.

Während es sich bei der Isebek also ursprünglich um ein kleines Wiesengewässer handelte, wurde diesem durch die Kanalisierung künstlich ein nach Tiefe und Querschnitt nicht mehr der eigenen Wasserführung adäquater Raum gegeben: die Wasserführung des Baches reicht bei weitem nicht aus, um dem Kanal eine Strömung zu sichern. Von Norden mündet etwa auf halber Kanalstrecke die „Ottersbek" ein, die heute fast völlig verrohrt ist und als Zufluß nur eine geringe Rolle spielt. Zwei weitere Zuflüsse sind völlig aufgehoben. Der heutige Zufluß von Isebek + Ottersbek beträgt in der Trockenzeit (Angaben der Baubehörde, Abt. Wasserbau und Wasserwirtschaft) 850 m^3/Tag (bis 2000 m^3/Tag), die Wassererneuerung damit im Gesamtkanal etwa 0,5 %/Tag. Eine gelegentliche Strömung tritt auf, wenn an der Alster die Schleusen gezogen werden.

3. DIE EUTROPHIERUNGSFAKTOREN

Mit der Kanalisierung wurde ein stagnierendes Gewässer geschaffen. Die biologische Prägung geschah zunehmend dadurch, daß das ursprünglich noch offenere Gelände der Kanalumgebung immer mehr von der wachsenden Großstadt eingenommen wurde. Vierstöckige Häuser stehen mit ihren Rückfronten streckenweise unmittelbar am Kanal (Abb. 2), oder aber sie sind von diesem durch Hinterhöfe getrennt. Mannigfache Abfälle gelangen so in das Wasser. Vor allem aber wirkt sich der Umstand aus, daß für die Abwassersiele dieses Stadtteiles Notauslässe am Isebekkanal angelegt wurden: der Bau des Hamburger Sielsystems wurde bereits 1865 begonnen, wobei das Mischsystem gewählt wurde (vgl. Bau-Deputation Hamburg, 1896; Caspers 1953), d. h. das Wasser aus den Haushalten und das Regenwasser von Dachrinnen und Straßen wird durch das gleiche Rohrsystem abgeleitet. Bei starken Regengüssen reicht der Querschnitt der Rohre nicht aus, so daß dann das überschüssige Abwasser in den Kanal gelangt (s. hierzu auch Senats-Commission, 1896; Nöthlich 1949, 1953, Nöthlich und Haschke 1948). Die Folge ist eine beträchtliche Ablagerung von organischen Faulstoffen im Kanal (über die Auswirkungen s. unten). Die Dicke der Schlammschicht betrug um 1955

Abb. 1. Luftaufnahme des Isebekkanals mit Einmündung in den Alsterlauf; rechts ein Teil des Außenalster-Beckens. Zusammenstellung von Luftbildplanen des Vermessungsamtes Hamburg. Mit Genehmigung der Baubehörde. Eintragung der Stationen für die hydrochemischen und biologischen Untersuchungen (Stationsnumerierung im Anschluß an Caspers 1953).

Abb. 2. Der Isebekkanal (phot. CASPERS).

Tabelle 1. Chemische Werte aus dem Isebekkanal

Station	18	19	20	22	18	19	20	22
Datum	—	14. I.	—	14. I.	30. V.	30. V.	30. V.	30. V.
1956								
Temperatur (°C)	—	2,4	—	2,5	19,2	18,9	17,9	18,5
Farbe	—	hell-gelb	—	hell-gelb	—	—	—	—
Geruch	—	o. B.	—	o. B.	—	—	—	—
Sichttiefe (cm)	—	120	—	110	65	55	50	55
pH-Wert	—	7,4	—	7,4	7,9	7,8	7,5	8,1
O_2-Gehalt (mg/l)	—	8,4	—	8,9	5,1	4,6	6,4	6,2
O_2-Sollwert (mg/l)	—	13,7	—	13,7	9,3	9,4	9,6	9,5
O_2-Defizit (mg/l)	—	—5,3	—	—4,8	—4,2	—4,8	—3,2	—3,3
O_2-Gehalt n. 48 h	—	5,3	—	5,3	0,9	1,2	4,2	1,2
O_2-Zehrung n. 48 h	—	3,1	—	3,6	4,2	3,4	2,2	5,0
O_2-Zehrung n. 48 h in % des Anfangsgeh.	—	37	—	41	82	74	34	81
Ammoniak (mg/l)	—	2,2	—	1,3	0,1	0,1	0,3	0,1
N_2O_3 (mg/l)	—	0,14	—	0,14	0,07	0,10	0,07	0,14
N_2O_5 (mg/l)	—	6	—	8	5	3	4	2
Cl' (mg/l)	—	96	—	94	87	78	65	47
Gesamthärte (d°)	—	—	—	—	21,0	20,0	12,2	10,8
SBV	—	3,6	—	2,9	3,0	3,2	3,1	2,5
KH	—	10,1	—	8,1	8,4	9,0	8,7	7,0
NKH	—	—	—	—	12,6	11,0	3,5	3,8
SiO_2 (mg/l)	—	16	—	14	10,5	7.1	5,8	3,7
P_2O_5 (mg/l)	—	0,20	—	0,09	0,08	Spur	Spur	Spur
Fe II + III (mg/l)	—	—	—	—	0,58	0,64	0,73	0,49

Fortsetzung von Tabelle 1.

Station	18	19	20	22	18	19	20	22
Datum	11.VI.	11.VI.	11.VI.	11.VI.	5.VII.	5.VII.	5.VII.	—
1957								
Temperatur (°C)	15,6	15,6	15,8	16.0	24,3	23,6	24,2	—
Farbe	—	—	—	—	—	—	—	—
Geruch	—	—	—	—	muffig	muffig		—
Sichttiefe (cm)	—	—	—	—	stark	getrübt		—
pH-Wert	7,4	7,5	7,5	7,3	7,3	7,5	7,5	—
O_2-Gehalt (mg/l)	2,5	3,4	3,4	2,3	3,7	3,8	5,4	—
O_2-Sollwert (mg/l)	10,1	10,1	10,00	10,0	8,5	8,6	8,5	—
O_2-Defizit (mg/l)	7,6	6,7	6,6	7,7	4,8	4,8	3,1	—
O_2-Gehalt n. 48 h	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
O_2-Zehrung n. 48 h	2,5	3,4	3,4	2,3	3,7	3,8	5,4	—
O_2-Zehrung n. 48 h in % des Anfangsgeh. (mg/l)	1,00	100	100	100	100	100	100	—
Ammoniak (mg/l)	1,1	0,6	0,9	1,5	0,3	0,4	0,3	—
N_2O_3 (mg/l)	0,12	0,08	0,07	0,09	0,02	0,01	0,01	—
N_2O_5 (mg/l)	2	2	2	2	Spur	Spur	Spur	—
Cl′ (mg/l)	56	70	60	52	59	60	60	—
Gesamthärte (d°)	13,0	13,5	13,5	9,9	14,0	14,0	14,0	—
SBV	2,3	2,3	2,3	2,3	2,7	2,6	2,5	—
KH	6,4	6,4	6,4	6,4	—	—	—	—
NKH	6,6	7,1	7,1	3,5	—	—	—	—
SiO_2 (mg/l)	6,2	4,4	4,4	4,2	—	—	-	
P_2O_5 (mg/l)	+	+	+	+	—	—	—	—
Fe II — III (mg/l)	0,13	0,15	0,11	0,20	—	—	—	

etwa 60 cm, sie ist durch Baggern heute stark reduziert, doch findet eine ständige Sedimentation von Faulstoffen statt. Im Herbst gelangen Massen von Faullaub in den Kanal.

4. CHEMISMUS

Die chemischen Analysen im Isebekkanal gingen parallel zu den Planktonfängen. Aus den verschiedenen Untersuchungsperioden sind in Tabelle 1 typische Beispiele zusammengestellt. Eine einzelne Besprechung erübrigt sich. Zusammenfassend sei nur auf die fast immer vorhandenen hohen Werte der anorganischen — besonders stickstoffhaltigen — Nährstoffe hingewiesen; sie sind in der Regel in so ausreichenden Minimalmengen vorhanden, daß durch sie der Planktonbestand nicht gefährdet ist. Dies trifft auch für SiO_2 und Cl′ zu: Tabelle 2. Nur einmal — nach dem Fischsterben im Juli 1957 (s. Abschnitt 7) — war NO_3′ nur noch in Spuren nachzuweisen.

Tabelle 2. Chemische Minimal- und Maximalwerte im Isebekkanal

pH	7,3 — 8,1
O_2-Gehalt	2,3 — 8,9 mg/l
O_2-Zehrung	34 — 100%
NH_4′	0,1— 2,2 mg/l
N_2O_3	0,01— 0,14 mg/l
N_2O_5	Spuren — 8 mg/l
Cl′	17 — 96 mg/l
SiO_2	3,7 — 16 mg/l

Der hohe Gehalt an organischen Nährstoffen drückt sich in dem hohen O_2-Zehrungswert aus. Bei den Sauerstoffwerten ist auf die Schwankungen hinzuweisen: von Perioden minimaler O_2-Mengen (Katastrophenzustände s. Abschnitt 7) bis fast zur O_2-Sättigung (im Isebekkanal wurde auch bei starken Planktonwucherungen keine O_2-Übersättigung gemessen, wie sie in anderen Stadtkanälen von gleichem Charakter gelegentlich zu konstatieren ist: O_2-Menge bis 160 % des Sättigungswertes).

Im Durchschnitt liegt jedoch die Sauerstoffsättigung im Isebekkanal bei etwa 57 % — ein Hinweis auf die starke Eutrophierung mit organischen Substanzen.

5. SEDIMENT UND BODENFAUNA

Bei der Besprechung der Eutrophierungsfaktoren (Abschnitt 3) wurde bereits auf die bedeutenden Schlammablagerungen im Isebekkanal hingewiesen, die durch Baggern beseitigt werden, um dem Kanal eine Tiefe von 2 m zu sichern und weiterhin auch die Faulstoffe zu beseitigen. Hieraus ist ersichtlich, daß wir es bei diesem Stadtkanal mit einem eu- bis hypertrophen Gewässer zu tun haben, und daß die sedimentierten Mengen an organischem Material nur ungenügend mineralisiert werden. Die schnell zunehmende Decke an Faulstoffen, denen viel Blattmaterial beigemischt ist, wird kaum nennenswert durch Bodentiere verarbeitet, und der bakterielle Abbau reicht nicht, um einen Mineralisierungseffekt zu erzielen. Es handelt sich um ein klebrig-schwarzes Sediment, dem im Herbst eine Schicht von Fallaub aufgelagert wird; hinzu kommen Steine und Unrat. 1955 hatte die Schlammschicht eine Mächtigkeit von etwa 60 cm. Nachdem 1959 gebaggert wurde, ist sie heute stellenweise bereits wieder um 10 bis 15 cm, fast überall > 5 cm.

Abb. 3 zeigt Korngrößenbestimmungen des Kanalsedimentes 1952 und 1960; ferner Glühbestimmungen zur ungefähren Erfassung des Detritusanteils (vgl. hierzu auch CASPERS 1953). Die Analysen erweisen den hohen Gehalt an Feinschlick = Detritus.

→

Abb. 3. Korngrößen- und Glühverlustbestimmungen des Sedimentes im Isebekkanal.

a) Korngrößen 1952 in Prozent. Fraktionierung mit dem Kopetzkyapparat.

Fraktionen			
	a	$< 0{,}02$ mm	Grobton
	b	0,02—0,05 mm	Feinsand
	c	0,05—0,10 mm	
	d	0,10—0,20 mm	
	e	0,20—2,00 mm	Grobsand
	f	$> 2{,}00$ mm	Feinkies

b) Korngrößen 1960 in Prozent. Fraktionierung mit Schüttelsieben und Atterbergzylindern.

Fraktionen			
	a	$< 0{,}008$ mm	Grobton
	b	0,008—0,016 mm	
	c	0,016—0,03 mm	
	d	0,03 —0,06 mm	Feinsand
	e	0,06 —0,1 mm	
	f	0,1 —0,2 mm	
	g	0,2 —0,6 mm	Grobsand
	h	0,6 —1 mm	
	i	> 1 mm	

c) Glühverlustbestimmungen 1952 und 1960. Glühzeit etwa 4 h bei 1000 °C.

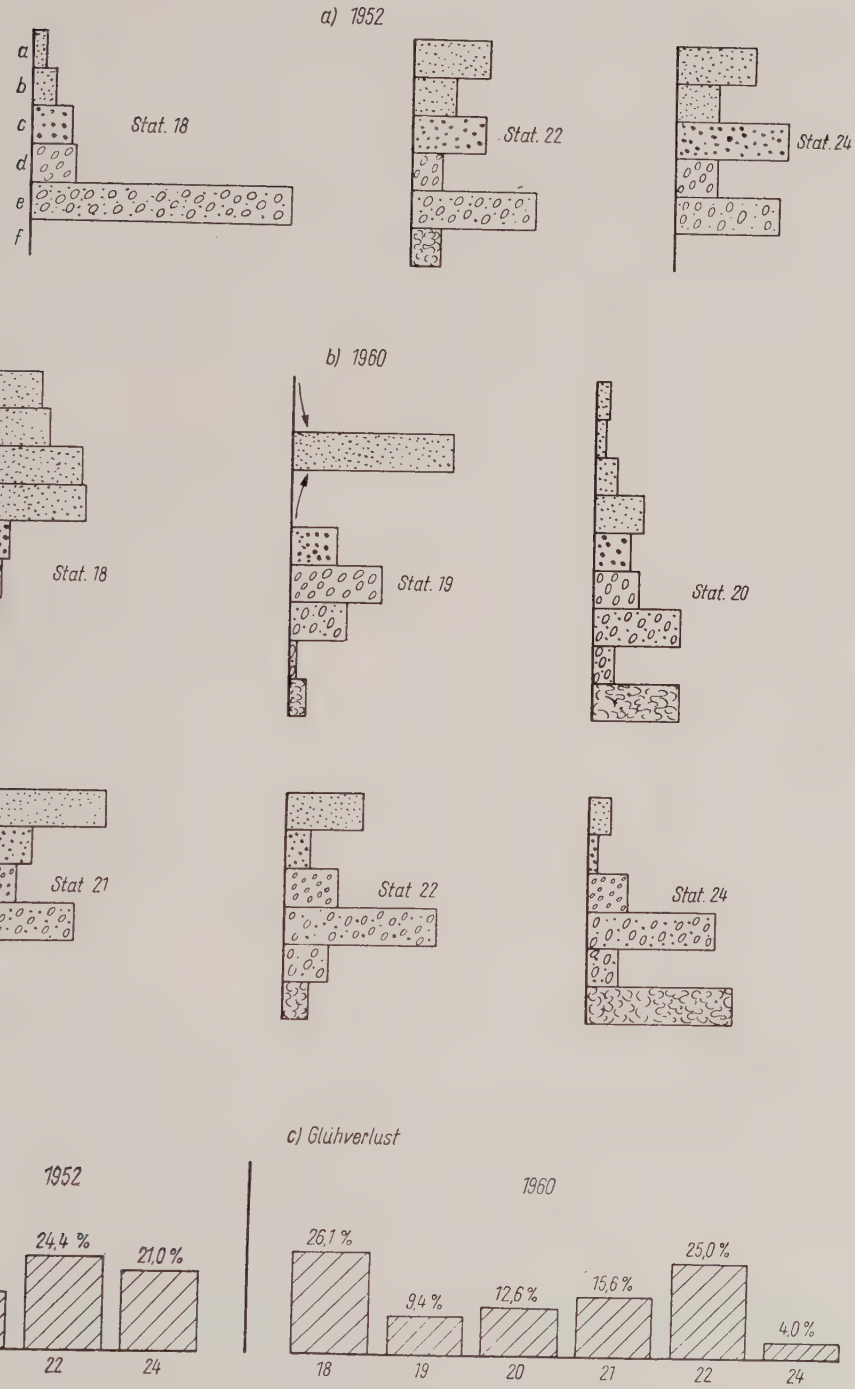

a) 1952
a
b
c
d
e
f
Stat. 18
Stat. 22
Stat. 24
b) 1960
a
b
c
d
e
f
g
h
i
Stat. 18
Stat. 19
Stat. 20
a-d
e
f
g
h
i
Stat 21
Stat 22
Stat. 24
c) Glühverlust
1952
14,3 %
24,4 %
21,0 %
Stat. 18
22
24
1960
26,1 %
9,4 %
12,6 %
15,6 %
25,0 %
4,0 %
18
19
20
21
22
24

Abb. 3.

Besonders im Sommer können vom Boden dicke Gasblasen aufsteigen; beim Arbeiten mit dem Bodengreifer ist ein beträchtlicher H_2S-Geruch bemerkbar, wenn der Schlamm aufgewühlt wird.

Bodentiere finden im Isebekkanal nur in sehr beschränktem Umfang eine Lebensmöglichkeit. Sie rekrutieren sich fast ausschließlich aus Tubificiden und Chironomidenlarven, gelegentlich treten Sphaerien und Schnecken hinzu: Tabelle 3. Zu Katastrophenzeiten (s. Abschnitt 7) kriechen die pulmonaten Schnecken an den Kanalwänden hoch, um der Wasservergiftung zu entgehen. In Ritzen der Kanalwandungen leben Flußkrebse (*Cambarus affinis*).

Die Tabelle 3 zeigt die wechselnde Besiedlung des Kanalbodens. Durch das Baggern ist keine Änderung hervorgerufen worden. Das Bild der Bodenfauna ist weiterhin äußerst arm, und zwar im Hinblick auf die ökologischen Typen und in bezug auf die Individuenzahl. Der Detritusreichtum wird durch die Bodentiere nur zu einem winzigen Bruchteil ausgenutzt.

Tabelle 3. Isebekkanal: Bodengreiferfänge $^1/_{10}$ m² (Lage der Stationen s. Abb. 1)

Stat.	Datum	Tubificiden	Chiron.-Larven	*Herpobdella*	*Sphaerium*	*Bithynia*	*Planorbis*
18	VI 50	20					
	IV 60	19	1				1
19	VI 50	200	105				
	I 51	120	62			2	
	VII 52	300	24		2		
	IV 60	193	16	1			
20	VI 50	4	12				
	IV 60	71	5				
21	VI 50	64	4				
	IV 60	71	10				
22	VI 50	60	12				
	IV 60	38	3				
23	VI 50	64	4				
24	VI 50	20	8				
	IV 60	44	27				

6. PLANKTON

a) *Gesamtliste*

Im Isebekkanal wurden Planktonfänge seit 1954 an verschiedenen Stellen gemacht, seit 1956 in mindestens ½jährigem Abstand. 1954 wurden im März bis April acht qualitative Proben, 1956 im Januar und Mai zusammen sechs quantitative Proben ausgewertet, ebenso 1957 und 1958 je vier quantitative Fänge. Parallel gingen chemische Bestimmungen (s. Abschnitt 4)

Die Gesamtplanktonliste des Isebekkanals umfaßt 134 Phyto- und 93 Zooplankter: Tabelle 4.

b) *Qualitative Befunde*

Wie aus der Aufstellung Tabelle 4 (+) hervorgeht, ist die Mehrzahl der aufgeführten Arten als Euplankter und fakultative Plankter einzuordnen = zusammen 185 sp. Sie stehen also zu den Nichtplanktern im Verhältnis 185 : 42. Die Nichtplankter entfallen vorzugsweise auf Nematoden, Protozoen und Diatomeen; ihr quantitativer Anteil ist in der Regel gering.

Tabelle 4. Zoo- und Phytoplankter des Isebekkanals und ihre Saprobieneinstufung nach Kolkwitz (1950), Liebmann (1951) und Šrámek-Hušek (1956)

Zeichenerklärung:

o = oligosaprob
a = α-mesosaprob
b = β-mesosaprob
p = polysaprob
ams = α-mesosaprob
bms = β-mesosaprob
aps = α-polysaprob
bps = β-polysaprob

Ferner Angaben des Häufigkeitsgrades:

1 = selten
2 = vereinzelt
3 = häufig
4 = sehr häufig
5 = Massenauftreten
\+ = Euplankter und fakultative Plankter.

	Häuf.-grad	Kolkwitz	Liebmann	Šrámek-Hušek			
Crustaceen							
Acroperus harpae Baird	1	o	—	—	—	—	+
Alona quadrangularis Sars	1	ob	—	—	—	—	+
Alona rectangularis Sars	1	—	—	—	—	—	+
Bosmina coregoni Baird	1	e	—	—	—	—	+
Bosmina longirostris O. F. Müller	5	ob	—	—	—	—	+
Daphnia cucullata Sars	2	o	—	—	—	—	+
Daphnia longispina O. F. Müller	2	b	—	ams	bms	—	o +
Chydorus sphaericus O. F. Müller	5	—	b	—	—	—	+
Cyclops leuckarti Claus	2	b	—	—	—	—	+
Cyclops strenuus Fischer	2	b	—	—	—	—	+
Cyclops viridis Jurine	3	o	—	—	—	—	+
Cyclops spsp.	5	—	—	—	—	—	+
Naupliuslarven	5	—	—	—	—	—	+
Leptodora kindtii Focke	2	o	o	—	—	—	+
Moina rectirostris Leydig	2	b	b	—	—	—	+
Polyphemus pediculus Linné	2	—	o	—	—	—	+
Rhynchatalona rostrata Koch	2						+
Scapholeberis mucronata O. F. Müller	2	o	—	—	—	—	+
Rotatorien							
Argonotholca foliacea Ehrb.	2	ob	—	—	—	—	+
Asplanchna brightwelli Gosse	2	o	—	—			+
Asplanchna priodonta Gosse	5	ob	—	ams	bms	—	o +
Brachionus angularis Gosse	4	ba	—	ams	bms	—	o +
Brachionus angularis var. *bidens* Plate	4	ba	—	ams	bms	—	o +
Brachionus calyciflorus Pallas	4	ba	—	—	—	—	+
Brachionus calyciflorus var. *pala* Ehrb.	4	ba	—	—	—	—	+
Brachionus calyciflorus var. *amphiceros* Ehrb.	5	ba	—	—	bms	—	o +
Brachionus calyciflorus var. *dorcas* f. *spinosa*	3	ba	—	—	—	—	+
Brachionus leydigi var. *trident.* Sernov	3	—	—	—	—	—	+
Brachionus rubens Ehrb.	3	b	—	—	—	—	+
Brachionus urceolaris O. F. Müller	4	b	b	ams	bms	—	+
Brachionus capsuliflorus	3	b	—	ams	bms	—	o +
Colurella uncinata O. F. Müller	2	—	—	ams	bms	—	o +
Dinocharis pocillum	2	—	—	—	—	—	+
Euchlanis dilatata Ehrb.	2	ob	—	—	—	—	+
Euchlanis triquetra Ehrb.	2	b	—	—	—	—	+

	Häuf.-grad	KOLKWITZ	LIEBMANN	ŠRÁMEK-HUŠEK			
Epiphanes senta O. F. MÜLLER	2	ba	—	—	—	—	+
Filinia brachiata ROUSSELET	2	o	—	—	—	—	+
Filinia longiseta ROUSSELET	3	a	—	ams	—	bms—o	+
Filinia mystacina EHRB.	5	b	—	—	—	—	+
Filinia limnetica ZACH.	2	—	—	—	—	—	+
Kellicotia longispina KELLICOTT	2	o	o	—	—	—	+
Keratella cochlearis GOSSE	5	ob	o	—	bms	—o	+
Keratella quadrata O. F. MÜLLER	5	ob	o	—	bms	—o	+
Lepadella ovalis O. F. MÜLLER	2	b	—	—	bms	—	+
Metopidia patella (O. F. MÜLLER)	3	b	—	—	—	—	+
Monostyla lunaris (EHRB.)	3	b	b	—	—	—	+
Notholca acuminata EHRB.	3	b	—	—	—	—	+
Notholca squamula O. F. MÜLLER	3	—	—	—	—	—	+
Notholca striata (O. F. MÜLLER)	3	b	—	—	—	—	+
Notholca labis GOSSE	3	b	—	—	—	—	+
Polyarthra platyptera EHRB.	4	b	—	ams	—	bms—o	+
Polyarthra dolichoptera IDELSON	5	—	—	—	—	—	+
Polyarthra sp.	5	—	—	—	—	—	+
Philodina roseola EHRB.	3	ba	—	—	—	—	
Philodina sp.	4	—	—	—	—	—	
Rhinoglena frontalis EHRB.	3	—	—	—	—	—	+
Rotaria rotaria (PALLAS)	3	ba	p	—	—	—	+
Rotaria neptunius EHRB.	3	a	p	—	—	—	
Rotaria sp.	3	—	—	—	—	—	
Synchaeta pectinata EHRB.	4	ob	—	—	bms	—o	+
Synchaeta tremula (O. F. MÜLLER)	5	ob	—	—	bms	—o	+
Testudinella patina WIERJ. & ZACH.	2	ba	—	—	—	—	+
Protozoen							
Acineta sp.	2	—	—	—	—	—	
Actinophrys sol EHRB.	2	b	—	ams	—	bms —	+
Amoeba limax DUJ.	2	p	p	—	—	—	
Amoeba proteus LEIDY	2	o	b	—	—	—	
Amoeba radiosa EHRB.	2	b	b	—	—	—	
Arcella hemisphaerica PERTY	2	—	—	—	—	—	+
Arcella vulgaris EHRB.	2	b	—	—	—	—	+
Chilodonella cucullulus O. F. MÜLLER	2	a	ap	bps	—ams	—bms	
Chilodonella uncinatus EHRB.	2	a	a	—	—	—	
Codonella lacustris ENTZ.	4	o	—	—	—	—	+
Coleps hirtus NITZSCH	4	ba	b	ams	—bms	—o	+
Cyclidium glaucoma	3	ba	—	—	—	—	+
Cyphoderia margaritacea EHRB.	1	—	—	—	—	—	
Didinium balbiani FEBR.	2	—	—	—	—	—	+
Didinium nasutum O. F. MÜLLER	4	b	b	—	—	—	+
Difflugia spsp.	2	—	—	—	—	—	
Halteria grandinella O. F. MÜLLER	2	b	b	—	—	—	+
Lionotus fasciola	2	—	—	—	bms	—	
Paramecium caudatum EHRB.	3	ap	a	bps	—ams	—	+
Podophrya fixa EHRB.	2	ba	a	—	—	—	
Phascolodon vorticella	—	—	—	—	—	—	+
Raphidiophrys pallida SCHULZE	3	ob	—	—	—	—	+
Spirostomum ambiguum EHRB.	2	a	a	bps	—ams	—bms	+

	Häuf.-grad	Kolkwitz	Liebmann	Šrámek-Hušek			
Stentor coeruleus Ehrb.	2	a	ba	ams	bms	—	+
Stentor polymorphus Müller	3	ob	b	ams	bms	—	+
Stentor roeseli Ehrb.	4	a	—	—	—	—	+
Strombidium gyrans Kahl	2	o	—	—	—	—	+
Tintinnidium fluviatilis Stein	4	ob	o	—	—	—	+
Trachelius ovum Ehrb.	2	b	-	—	—	—	+
Trichodina pediculus Ehrb. auf *Hydra*	4	—	-	—	-	—	
Uronema marinum Duj.	3	b	a	—	-	—	+
Vorticella spsp.	5	—	—	bps	ams	o	
Chlorophyceen							
Actinastrum hantzschii Lagerh.	3	o	—	—	bms	—	+
Ankistrodesmus falcatus (*Corda*) Ralfs	5	ob	b	ams	bms	—	+
Cladophora sp.	2	—	—	—	-	—	
Coelastrum microporum Naeg.	2	o	—	bms	o	—	+
Coelastrum sphaericum Naeg.	2	—	—	—	—	.	+
Crucigenia rectangularis Gay	2	—	—	ams	bms	—	+
Crucigenia tetrapediforme W. & G. West	3	—	—	ams	bms	—	+
Dictyosphaerium ehrenbg. Naeg.	4	b	—	—	bms	—	+
Dictyosphaerium pulchellum Wood	2	b	b	—	—	—	+
Lagerheimia genevensis Chodat	3	—	-	—	—	—	+
Lagerheimia wratislavensis Schroeder	3	—	—	—	—	—	+
Oocystis solitaria Wittr.	2	—	—	—	—	—	+
Oocystis sp.	3	—	—	—	—	—	+
Pediastrum boryanum (Turpin) Menegh.	3	b	b	—	bms	o	+
Pediastrum duplex Meyen	3	o	—	—	bms	o	+
Pediastrum tetras (Ehrb.) Ralfs	2	o	—	—	—	—	+
Pediastrum biradiatum Meyen	2	—	—	—	—	—	+
Richteriella botryoides (Schmidle) Lemm.	4	o	—	—	bms	—	+
Scenedesmus acuminatus (Chodat) Lagerh.	3	b	b	—	—	—	+
Scenedesmus obliquus (Turpin) Kütz.	3	b	—	ams	bms	o	+
Scenedesmus opoliensis P. Richter	3	—	—	—	—	—	+
Scenedesmus quadricauda (Turpin) Brèb.	3	b	b	ams	bms	o	+
Schroederia setigera (Schroeder) Lemm.	3	—	—	—	—	—	+
Stigeoclonium sp.	2	-			—		
Tetraedron arthrodesmiforme West.	3	—	—	—	bms	o	+
Tetraedron muticum (Braun) Hansgirg	3	—	—	—	bms	o	+
Tetrastrum staurogeniforme (Schroed.)	3	-	-	-	—	-	+
Conjugaten							
Closterium acerosum Ehrb.	2	b	a	—	—	—	+
Closterium acutum Brèb.	2	—	—	—	—	—	+
Closterium gracile Brèb.	2	—	—	—	—	—	+
Closterium leibleini Ktz.	2	b	6a	—	—	—	+
Cosmarium botrytis Menegh.	2	b	a	—	—	—	+
Spirogyra spsp.	2	—	—	—	—	—	+
Staurastrum spsp.	1	—	—	—	—	—	+
Diatomeen							
Pennales:							
Amphora ovalis (Hilse) Cleve	3	o	—	—	-	-	
Asterionella formosa Hassall	5	o	b	—	bms	o	+
Cocconeis pediculus Ehrb.	3	—	—	-	—	—	
Cymatopleura elliptica (Brèb.) Sm.	3	o	b	—	—	—	+

	Häuf.-grad	Kolkwitz	Liebmann	Šrámek-Hušek			
Cymatopleura solea (Brèb.) Sm.	4	—	b	ams	—	bms	— +
Cymbella cistula Hempr.	3	o	—	ams	—	bms	—o
Cymbella ventricosa Kütz.	4	o	b	ams	—	bms	—o
Diatoma elongatum (Lyng.) Ag.	5	b	b	bms	—o	—	+
Diatoma vulgare Bory	3	b	b	bms	—o	—	+
Fragilaria construens (Ehrb.) Grun.	3	o	b	—	—	—	+
Fragilaria crotonensis Kitton	5	o	b	bms	—o	—	+
Fragilaria capucina Desm.	4	o	—	—	—	—	+
Gomphonema acuminatum Kütz.	3	o	—	ams	—	bms	—
Gomphonema constrictum Ehrb.	3	o	—	–	–	–	
Gomphonema olivaceum Ktz.	3	b	b	—	—	—	
Hantzschia amphioxys Grun.	2	a	a	—	bms	—	
Navicula cryptocephala Kütz.	3	b	a	—	—	—	
Navicula cuspidata Ktz.	3	b	b	—	—	—	
Nitzschia acicularis Smith	5	b	b	—	bms	—	+
Nitzschia palea (Kütz.) Smith	3	a	a	ams	—	—	
Nitzschia sigmoidea (Ehrb.) Smith	3	o	—	ams	—	bms	— +
Pinnularia maior Cleve	3	o	b	—	bms	—o	
Pinnularia mesolepta Ehrb.	2	o	—	—	bms	—o	
Pinnularia viridis (Nitzsch.) Ehrb.	3	o	b	—	bms	—o	
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun.	2	b	b	—	—	—	
Stauroneis phoenicenteron Ehrb.	4	b	b	—	—	—	+
Surirella capronii Brèb.	2	—	—	—	—	—	+
Surirella biseriata	2	—	—	—	—	—	+
Surirella robusta var. *splendida*	2	o	—	—	—	—	+
Synedra acus Kütz.	5	o	b	—	bms	—o	+
Synedra ulna (Nitzsch.) Ehrb.	5	ob	b	—	bms	—o	+
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	3	o	b	—	—	—	+
Centrales:							
Cyclotella meneghiniana Kütz.	5	o	a	ams	—	bms	—o +
Melosira ambigua (Grun.) Müller	4	o	b	—	—	—	+
Melosira binderana Kütz.	4	o	—	—	—	—	+
Melosira granulata (Ehrb.) Ralfs	5	o	b	—	bms	—o	+
Melosira granulata var. *angustissima* Müller	4	o	b	—	bms	—o	+
Melosira varians Ag.	3	b	b	ams	—	bms	— +
Stephanodiscus astraea (Ehrb.) Grun.	3	—	—	—	—	—	+
Stephanodiscus hantzschii Grun.	5	b	a	ams	—	bms	— +
Flagellaten							
Anthophysa vegetans (O. F. Müll.) Bütsch.	3	a	a	ams	—	—	+
Bodo putrinus Lemm.	4	p	p	ams	—	—	+
Bodo saltans Ehrb.	3	ap	a	—	—	—	+
Bodo spsp.	5	—	—	—	—	—	+
Carteria multifilis Dill.	2	—	p	—	—	—	+
Chilomonas paramecium Ehrb.	3	ba	a	ams	—	bms	— +
Chlamydomonas spsp.	4	p	a	bps	—	ams	— +
Chrysococcus porifer Skuja	4	—	—	bms	—o	—	+
Chrysococcus spsp.	4	—	—	—	—	—	+
Cryptomonas erosa Ehrb.	3	b	a	ams	—	bms	— +
Cryptomonas ovata Ehrb.	3	b	—	ams	—	bms	— +
Dinobryon divergens Imhof	4	—	–	—	—	—	+
Dinobryon sertularia Ehrb.	3	o	—	bms	—o	—	+

	Häuf.-grad	Kolkwitz	Liebmann	Šrámek-Hušek
Dinobryon stipitatum Stein	4	o	—	— — — +
Diplosiga frequentissima Zach.	4	o	—	— — — +
Eudorina elegans Ehrb.	4	o	b	bms—o — +
Euglena deses Ehrb.	3	b	—	bps—ams—bms +
Euglena tripteris (Duj.) Klebs	3	b	—	bps—ams—bms +
Euglena viridis Ehrb.	3	ap	p	bps—ams—bms +
Euglena spsp.	3	—	—	— — — +
Glenodinium aciculiferum (Lemm.)	4	—	—	— — — +
Gonium pectorale Müller	4	b	a	— bms — +
Mallomonas caudata	3	—	o	— — — +
Mallomonas litomesa Stokes	3	—	—	— — — +
Mallomonas teilingii (Teiling) Conr.	3	—	—	— — — +
Mallomonas sp.	3	—	—	— — — +
Monosiga sp.	3	—	—	— — — +
Pandorina morum (Müller) Bory	3	—	b	— bms—o +
Peridinium sp.	2	—	—	— — — +
Phacus longicauda (Ehrb.) Duj.	2	ob	—	— — — +
Phacus pleuronectes (Müller) Duj.	2	o	—	— — — +
Rhynchomonas nasutum (Stokes) Kl.	3	a	—	— — — +
Sphaeroeca volvox. Lauterb.	4	b	—	— — — +
Synura uvella Ehrb.	5	ob	b	ams—bms—o +
Trachelomonas hispida (Perty) Stein	3	b	—	ams—bms—o +
Trachelomonas volvocina Ehrb.	4	b	—	ams—bms—o +
Trepomonas agilis Duj.	3	ba	p	— — — +
Trepomonas rotans Klebs.	3	p	p	— — — +
Cyanophyceen				
Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs	5	b	b	ams—bms — +
Microcystis aeruginosa Kg.	5	o	b	ams—bms—o +
Microcystis flos aquae (Wittr.) Kirch.	5	o	b	ams—bms — +
Oscillatoria spsp.	2	—	—	— — — +
Anabaena spiroides Klebs.	3	o	b	— — —
Pilze und Bakterien				
Asterothrix actinastroides	2	—		— — +
Beggiatoa alba (Vaucher) Trevis	2	p	p	aps—bps —
Cladothrix dichotoma Cohn	3	b	—	— bms—o
Chromatium okenii (Ehrb.) Perty	3	ap	p	bps—ams — +
Thiothrix nivea (Rbh.) Winogr.	2	a	p	— — —
Zoogloea ramigera Itzigson	3	p	p	— — — +
div. Spirillen	3	p	—	— — — +
div. Bakterien	4	p	—	— — — +
div. Pilzsporen	3	—	—	— — —
div. Hefezellen	3	—	—	— — —
Sonstige				
Bryozoenstatoblasten	3	—	—	— — — +
Chaetonotus maximus Ehrb.	1	ob	—	— — — +
Dreissensia-Larven	4	o	o	— — — +
Dipterenlarven	1	—	—	— — — +
Hydren	2	b	—	— — —
Milben	1	—	—	—
Nematoden	3	—	—	— — —

Nach ihrer Artenzahl aufgegliedert, stehen unter den Zooplanktern die Rotatorien und Protozoen an erster Stelle (44 + 31 sp.). Ihnen gegenüber fallen die Crustaceen mit insgesamt 18 sp. zurück, wobei weiterhin unter ihnen eigentlich nur drei Arten ins Gewicht fallen (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Cyclops* — einschließlich Nauplien). Bei den Rotatorien sind die Gattungen *Brachionus* (besonders *Br. calyciflorus*), *Keratella*, *Synchaeta*, *Filinia*, *Polyarthra* und *Asplanchna* bestimmend. Die Ciliaten haben vier echte Plankter, die regelmäßig und häufig festzustellen sind: *Tintinnidium fluviatilis*, *Codonella lacustris*, *Didinium* und *Phascolodon*. Als fakultative Plankter können *Stentor roeseli* und *St. polymorphus* in Mengen auftreten. — Als häufig vorkommende Zooplankter sind weiterhin Larven von *Dreissensia* und besonders Bryozoen-Statoblasten zu nennen.

Das Phytoplankton hat sein weitestes Artenspektrum unter den Chlorophyceen (27 sp.), Diatomeen (40 sp.) und Flagellaten (38 sp.). Die übrigen Gruppen fallen dagegen weit zurück. — Das Chlorophyceen-Plankton wird beherrscht durch die Gattungen *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Pediastrum*, *Dictyosphaerium*, *Crucigenia*, *Tetraedron*, *Tetrastrum*, das der Diatomeen durch *Synedra*, *Asterionella*, *Fragilaria*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Diatoma* (meist *D. elongatum*), das Flagellaten-Plankton wird besonders im Frühjahr bis zum Frühsommer durch *Synura uvella* bestimmt; daneben treten *Dinobryon*, *Sphaeroeca*, *Eudorina elegans*, *Chrysococcus* hervor (häufig weiterhin *Chlamydomonas-*, *Cryptomonas-* und *Euglena*-Arten). — Die Cyanophyceen weisen auch im Isebekkanal wasserblütenähnliche Entwicklungen auf: *Microcystis aeruginosa* + *M. flos aquae* und *Aphanizomenon flos aquae*, doch kann zu keiner Zeit von einer Planktonbeherrschung gesprochen werden, wie sie z. B. in den Alsterbecken regelmäßig im Hoch- und Spätsommer vorhanden ist (Caspers 1953).

c) *Quantitative Befunde*

Sowohl Phyto- wie Zooplankter erreichen im Isebekkanal erhebliche Populationsdichten, wobei unter den Zooplanktern besonders die Rotatorien (und Nauplius-larven) eine bis zur Verfärbung des Wassers führende Dichte erreichen können. (31600 Individuen/10 l: 31. Mai 1956); vorherrschend unter diesen sind — in der Reihenfolge der Häufigkeit im Jahresmittel — die Gattungen *Keratella*, *Asplanchna*, *Polyarthra*, *Brachionus*, *Filinia*, *Synchaeta*: Tabelle 5.

Tabelle 5. Maximalwerte der Rotatorien im Isebekkanal, 1956, in 10 l Schöpfwasser

Jahreszeit:	Winter: 14. I.		Sommer: 30. V.			
Station:	18	22	18	19	20	22
Keratella	2458	61	24300	21300	5200	13500
Asplanchna	0	1	940	4750	6100	4800
Polyarthra	52	4	950	4500	4300	6300
Brachionus	377	34	20	303	2712	3495
Filinia	52	9	164	482	730	236
Synchaeta	950	17	111	99	55	2

Unter den größeren Zooplanktern sind nach ihrer biologischen Aktivität die Crustaceen an die zweite Stelle zu setzen: Tabelle 6.

Tabelle 6. Maximalwerte der Crustaceen im Isebekkanal, 1956, in 10 l Schöpfwasser

Jahreszeit:	Winter: 14. I.		Sommer: 30. V.			
Station:	18	22	18	19	20	22
Cyclops	0	0	18	96	217	234
Nauplien	41	4	630	3200	547	482
Bosmina	0	0	10	110	53	109
Chydorus	0	0	18	96	217	239

Die quantitative Aufstellung der Zooplankter muß durch die Ciliaten ergänzt werden, denen quantitativ doch eine beachtliche Rolle zukommt: Tabelle 7.

Die in Tabelle 7 aufgeführten Werte beziehen sich auf jeweils 1 ml. Wegen der vorhandenen quantitativen Zufälligkeit bei der Auszählung einer so geringen Wassermenge wäre eine Umrechnung auf 10 l gewagt; andererseits sind die direkten Zählwerte der 10-l-Proben wegen des Fangverlustes nicht auswertbar.

Tabelle 7. Maximalwerte der Ciliaten im Isebekkanal, 1956, in 1 ml Schöpfwasser

Jahreszeit:	Winter: 14. I.		Sommer: 30. V.			
Station:	18	22	18	19	20	22
Ciliaten gesamt	2	4	0	228	59	57

Das Phytoplankton kann zeitweise eine „suppenartige" Dichte erreichen (vgl. auch Tabelle 4). Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß diese Massenentwicklung zumeist nicht in erster Linie auf die Cyanophyceen entfällt, sondern auf Diatomeen + Chlorophyceen. Tabelle 8 führt die Maximalwerte der einzelnen Phytoplankton-Gattungen auf.

Aus den Aufstellungen der Tabellen 5 bis 8 geht hervor, daß im Plankton des Isebekkanals erhebliche jahreszeitliche Bestandsdifferenzen bestehen, wobei noch hinzuzufügen wäre, daß diese auch in der Artenzahl zu konstatieren sind. Dies entspricht dem normalen Jahresgang der Planktonwucherung. Weiterhin zeigen die Stationszahlen aber, daß im Kanal fast immer eine regionale Differenzierung vorhanden ist, wobei bei fast allen Planktern ein Maximum im mittleren Kanalteil besteht.

So stellte am 30. V. 1956 der obere, blind endende Teil des Kanals eine Kümmerzone dar, in welcher die chemischen und physikalischen Faktoren pessimal für das Gesamtplankton wirkten; ein gewisser Ausspülungsfaktor von der Rohrleitung der Isebek mag hinzukommen. Zu anderen Zeiten ist dagegen an diesem blinden Kanalende eine Stauung von Planktonmassen festzustellen. — Die Planktonabnahme im Kanal nach dem Mündungsbereich zum Alsterlauf hin ist wesentlich undeutlicher und nicht für alle Gruppen und Daten regelmäßig.

Ausschlaggebend für die Planktonentwicklung im Kanal ist wohl die Stagnation des Wassers. Dies ergibt auch ein Vergleich mit einer wenige Meter vom Isebekausgang entfernten Station im Alsterlauf: Tabelle 9.

Das Planktonbild in den verschiedenen Abschnitten des Isebekkanals soll noch durch einige typische Gesellschaftsaufnahmen ergänzt werden: Abb. 4. Diese Photoserie stammt aus der Zeit der höchsten Produktion.

Stat. 18. Das Photo dieser kanal-obersten Station zeigt ein nicht dem Durchschnitt entsprechendes Bild: es fehlen die Massen der sonst hier typischen Euplankter; dafür ist das Blickfeld be-

Tabelle 8. Maximalwerte der wichtigsten Phytoplankton-Gattungen im Isebekkanal, 1956, in 1 ml Schöpfwasser. Chlorophyceen- und Flagellatenkolonien = 1 gezählt

Jahreszeit:	Winter: 14. I.		Sommer: 30. V.			
Station:	18	22	18	19	20	22
Chlorophyceen:						
Actinastrum	0	0	1	119	42	45
Ankistrodesmus	1	0	39	140	227	0
Oocystis	0	0	23	54	0	0
Richteriella	0	1	992	335	179	56
Scenedesmus	14	14	1046	945	539	352
Tetraedon	0	0	17	57	0	0
Tetrastrum	0	2	0	17	0	0
gesamt	15	17	1218	1667	987	453
Flagellaten:						
Carteria	0	0	0	19	0	43
Chlamydomonas	2	1	0	560	0	137
Chrysococcus	0	0	444	861	275	0
Cryptomonas	1	3	650	517	220	248
Gonium	0	0	0	27	0	0
Eudorina	0	0	0	18	0	0
Mallomonas	0	0	0	19	20	0
Pandorina	0	0	0	14	16	47
Synura[1])	+	+	0	+	0	0
Trachelomonas	2	1	46	294	136	151
gesamt	5	5	1140	2329	667	626

herrscht von faserigen Schmutzmassen. Der Grund für dieses atypische Bild ist darin zu suchen, daß an dem Untersuchungstage kurz vor der Probenentnahme ein starker Gewitterguß niedergegangen war, mit der Folge, daß durch das Siel am Kanalende größere Mengen Mischwassers in den Kanal übertraten. Damit wurde das vorher hier vorhandene Plankton eine Strecke den Kanal abwärts gespült. Die Aufnahme zeigt also die hohe Verschmutzung, welcher der Isebekkanal durch diese Überläufe zeitweise ausgesetzt ist. — Das Gesichtsfeld zeigt 15% Flächenbedeckung, davon 40% Detritus; der Rest besteht aus Planktern: *Chydorus*, *Bosmina longirostris*, *Keratella cochlearis*, *Melosira*, Nauplien.

Stat. 19. *Bosmina longirostris*, *Cyclops sp.*, Nauplien, *Stephanodiscus hantzschii*; 20% Flächenbedeckung, davon $< 10\%$ Detritus. Vorherrschen des Zooplanktons = Feindetritus-Fresser. Das Zooplankton in seiner reichen Entfaltung ist die Reaktion auf den hohen Detritus-Anteil, also auf die Verschmutzung.

Stat. 20. *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, Nauplien, *Stephanodiscus hantzschii*; 20% Flächenbedeckung, davon $< 10\%$ Detritus. Das Photo zeigt den gleichen Habitus wie Stat. 19, wobei allerdings unter den Zooplanktern eine Artenverschiebung zugunsten von *Chydorus sphaericus* stattgefunden hat, einer Form, die bevorzugt am Gewässergrund und in der Nähe der Kanalwände lebt, hier im Kanal also durch die Turbulenzen — Bootsverkehr — in die obere Wasserregion gelangte.

Stat. 22. Es ist eine weitere Steigerung der Planktonproduktion zu erkennen, wobei die Artenzusammensetzung der von Stat. 20 entspricht. Unter den Phytoplanktern treten *Pediastrum boryanum* und *Melosira* in stärkerem Ausmaße auf. 30% Flächenbedeckung, davon $< 10\%$ Detritus.

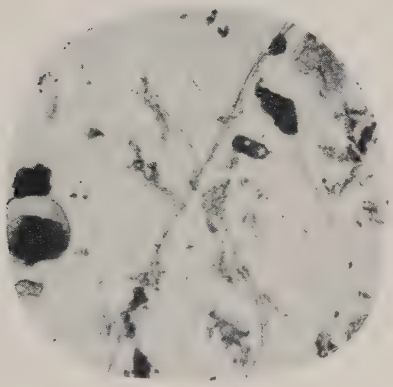
[1]) *Synura* in 10-Liter-Fängen bis 3160 Kolonien.

Tabelle 9. Planktonvergleich Isebekkanal—Alsterlauf

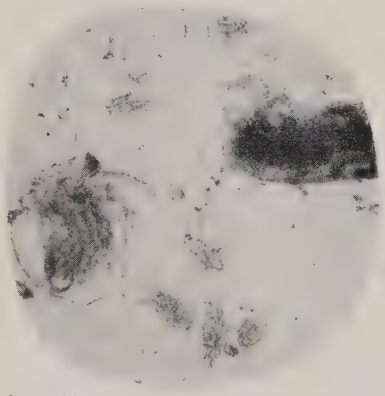
Stat. 22 im Isebekkanal vor dem Ausgang zur Alster.
Stat. 9 im Alsterlauf kurz oberhalb der Isebekausmündung.
Lage der Stationen s. Abb. 1 und Caspers (1953, Abb. 5).
I = Isebekkanal, Stat. 22; 30. V. 1956
A = Alsterlauf, Stat. 9; 4. VI. 1956
Netzplankton 10 l — Schöpfplankton 1 ml

Individuen in:	10 l		1 ml	
Station	I	A	I	A
Crustaceen:				
Bosmina longirostris	109	9		
Chydorus sphaericus	234	54		
Cyclops sp.	239	165		
Nauplien	482	275		
div. Phyllopoden	0	5		
Rotatorien:				
Asplanchna priodonta	4800	111		
Brachionus angularis	395	620		
Brachionus calyciflorus	3100	8200		
Brachionus quadratus	0	105		
Brachionus urceolaris	0	96		
Dinocharis pocillum	3	54		
Euchlanis sp.	5	82		
Filinia brachiata	3	112		
Filinia longiseta	233	110		
Keratella cochlearis	1500	123		
Keratella quadrata	12000	770		
Metopidia (oblonga?)	0	1		
Monostyla lunaris	0	11		
Notholca acuminata	0	51		
Philodiniden	4	0		
Polyarthra sp.	6300	590		
Synchaeta sp.	1	1360		
Protozoen:				
Carchesium sp.	0	+		
Codonella lacustris	1	10		
Epistylis sp.	+	0		
Heliozoen	0	+		
Phascolodon vorticella			0	1
Stentor roeseli	0	220		
Strombidium sp.	+	+		
Tintinnidium fluviatile	1	113		
Vorticella sp.	+	0	0	17
div. Ciliaten			57	80
Chlorophyceen:				
Actinastrum hantzschii	+	0	0	22
Ankistrodesmus falcatus	0	61	0	40
Coelastrum sphaericum			31	0
Dictyosphaerium ehrenbergi			0	38
Pediastrum boryanum	+	0		
Pediastrum duplex	+	+		
Richteriella botryoides	0	+	56	0

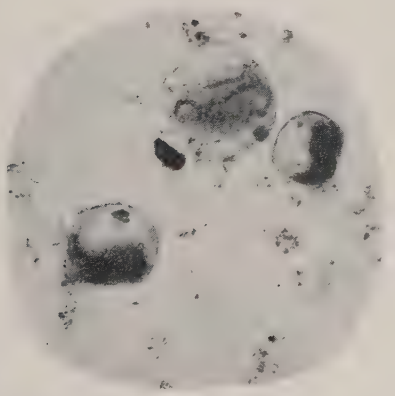
Individuen in:	10 l		1 ml	
Station:	I	A	I	A
Scenedesmus opoliensis	0	+	80	0
Scenedesmus acuminatus	0	+	72	0
Scenedesmus obliquus	+	0		
Scenedesmus quadricauda			200	143
Tetraedron muticum			145	0
Conjugaten:				
Closterium acerosum	+	+		
Closterium sp.	0	+		
Diatomeen:				
Amphora ovalis	0	+		
Asterionella formosa			19	0
Diatoma elongatum	+	0	0	42
Gyrosigma sp. (Schale)	0	+		
Melosira binderana			0	210
Melosira varians	0	+		
Navicula cryptocephala			0	59
Navicula sp.			0	20
Nitzschia acicularis			131	0
Nitzschia palea	0	21		
Nitzschia sigmoidea	0	+		
Stephanodiscus hantzschii			12400	10000
Surirella biseriata	0	+		
Surirella capronii	0	+		
Surirella robusta	0	+		
Surirella sp.	0	+		
Synedra acus			441	504
Synedra ulna			237	430
Flagellaten:				
Carteria multifilis			43	0
Chlamydomonas sp.			137	84
Chrysococcus rufescens			9	59
Cryptomonas ovata			189	340
Cryptomonas erosa			0	80
Cryptomonas sp.			59	0
Dinobryon divergens	0	+		
Eudorina elegans	+	+		
Euglena viridis	+	+		
Euglena sp.	+	0		
Gonium pectorale	+	+		
Pandorina morum			47	55
Trachelomonas hispida			0	63
Trachelomonas volvocina			151	43
Cyanophyceen:				
Anabaena sp.	0	+		
Microcystis flos aquae + *M. aeruginosa*	0	+		
Oscillatoria sp.	+	+		



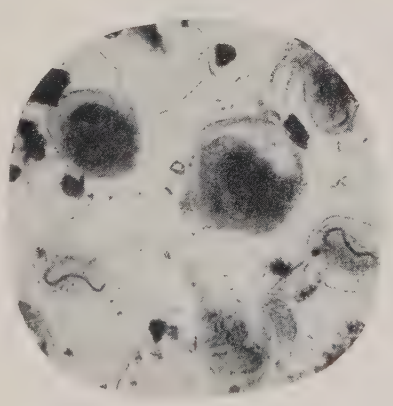
Stat. 18



Stat. 19



Stat. 20



Stat. 22

Abb. 4. Planktonbilder aus dem Isebekkanal, Stat. 18—22; 1958 (phot. H. Schulz.)

d) *Der Eutrophiegrad*

Bevor die Planktonbefunde in ihrem Aussagewert für den Saprobiegrad zu diskutieren sind, soll in dem vorliegenden Kapitel untersucht werden, wieweit die Massenentwicklung bestimmter Plankter eine Auswirkung auf den Zustand des Gewässers hat. Ausgangspunkt ist die Tatsache einer zeitweisen Wucherung bestimmter Plankter als solcher, die ja auf einem entsprechenden Angebot gelöster bzw. suspendierter Nährstoffe basiert. Die Tatsache solcher Wucherungsperioden weist also bereits auf die wenigstens zeitweise vorhandene Fülle solcher Nährstoffe hin, wobei natürlich die sonstigen jahreszeitlich differierenden Faktoren wie Temperatur, Lichtangebot u. a. mit in die Kalkulation zu ziehen sind. Bei der Darstellung der chemischen Verhältnisse (Abschnitt 3) war der stets genügend hohe Gehalt an Ammoniak, Phosphaten und Nitraten belegt worden (wobei die Nitratwerte bei Planktonwucherungen abnehmen). An solchen Nährstoffen mangelt es im Isebekkanal also nicht; die Winterwerte stellen etwa das Gesamtangebot dar (s. Tabelle 1).

Weiterhin wirkt sich die Trophie des Wassers = Gehalt an Nährstoffen über ihre Verwertung in lebenden Planktonmassen auch aus als Stufenfolge in einer Einwirkung des Planktons auf den Chemismus und damit den Gewässerzustand als solchen. Auf diese — bekannte — Faktorenkette sei am Beispiel des Isebekkanals besonders hingewiesen, da manche bei der Saprobienstufung zu diskutierende Besonderheiten unserer Auffassung nach hier ihre Erklärung finden. Wenn der durch mannigfache Nährstoffzufuhr geprägte Isebekkanal als eutrophes bzw. hypertrophes Gewässer zu charakterisieren ist, so spiegelt sich dieser Zustand biologisch in einer Artenkombination, welche der Ausdruck der Nährstoffülle ist, aber nicht unbedingt — wie zu zeigen sein wird — mit allen Arten in ein starres System der Saprobienstufung einzuschachteln ist.

Die jeweilige Massenentwicklung bestimmter Plankter hat — nach systematischer Gruppe und ihrer biologischen Aktivität — bestimmte Rückwirkungen auf das Gewässer. Diese sollen im folgenden kurz für einzelne typische Gruppen herausgearbeitet werden.

Die Phytoplanktonwucherung führt zu einer erhöhten Sauerstoffproduktion, wobei auch die tieferen Kanalschichten mit erfaßt werden. Trotzdem ist vielfach die O_2-Bilanz negativ, da sofort Sauerstoffzehrung durch tierische Plankter und Bakterien einsetzt. Immerhin ist der O_2-Gehalt doch über viele Perioden so ausreichend, daß auch polyoxybionte Organismen eine Existenzmöglichkeit finden, die nach dem Saprobiegrad nicht a priori zu erwarten wäre (s. unten). Der aktuelle Sauerstoff ist also kein Kriterium für den Grad der Verunreinigung!

Nach Hustedt (1957, S. 195) sind die Diatomeen „oxybiont, bei Sauerstoffmangel gehen sie ein"; die Fäulnis mit ihrer Sauerstoffzehrung läßt also nur euryoxybionte Arten weiterleben, „polyoxybionte Arten sind gänzlich ausgeschlossen, während mesooxybionte Formen bei vorgeschrittener Selbstreinigung schon einzudringen vermögen".

Prüfen wir hiernach den Diatomeenbestand des Isebekkanals, so stellen wir fest, daß nicht nur oligooxybionte Arten auftreten, sondern gerade auch solche, die von Hustedt als polyoxybiont bezeichnet werden (identisch mit „oligosaprob")[1]): Tabelle 10.

Tabelle 10. Euplanktische Diatomeen im Isebekkanal nach ihrer Sauerstoffbedürftigkeit; Einstufung nach Hustedt (1957)

ols = oligosaprob
mox = mesooxybiont
euox = euryoxybiont
β-spr = β-saprophytisch

Asterionella formosa	ols	*Melosira granulata angust.*	ols
Cyclotella meneghiniana	euox	*Melosira binderana*	(mox)
Diatoma elongatum	mox	*Melosira ambigua*	ols
Fragilaria crotonensis	ols	*Nitzschia acicularis*	mox
Fragilaria capucina	ols	*Stephanodiscus hantzschii*	euox
Fragilaria construens	ols	*Synedra acus*	ols
Melosira granulata	ols	*Synedra ulna*	β-spr[2])

[1]) Für die Einstufung nach Hustedt (1957) sei auf S. 196 seiner Publikation verwiesen: „Da das Verhältnis zum Sauerstoff eine wesentliche oder gar entscheidende Rolle spielt, halte ich es für richtiger, die betreffenden Diatomeen als ‚euryoxybiont', aber nicht als mesosaprob zu charakterisieren. Dagegen besteht gegen die Beibehaltung der Ausdrücke ‚oligosaprob' und ‚saproxen' kaum Bedenken, da sie in sich schon eine Ablehnung saprober Standorte bedeuten. Immerhin dürften die saproxenen Arten großenteils mit polyoxybionten zusammenfallen."

[2]) Da diese Art zeitweise im Isebekkanal ein Massenvorkommen hat.

Von den 14 im Isebekkanal vorkommenden echten Planktondiatomeen sind 8 oligosaprob, 2 mesooxybiont, 2 euryoxybiont und 1 β-mesosaprobiont. Der größte Teil ist also trotz der starken Verschmutzung nach dieser Analyse oligosaprob, eine den Verhältnissen im Isebekkanal nicht gerecht werdende Zuordnung, die eben nur eine Erklärung findet, wenn man den Sauerstoffaktor mit in Betracht zieht: Diese Arten verdanken ihre Existenz dem hohen Gehalt an aktuellem Sauerstoff, der — nach einer „Aufschaukelperiode" — von ihnen selbst erzeugt wird bzw. in einer gewissen Anfangsphase — oder ständig ergänzend — von anderen Phytoplanktern geliefert wurde bzw. wird.

Wie diese Analyse zeigt, haben Eutrophie und Saprobie eben primär nichts mit dem Sauerstoffgehalt zu tun, der aber seinerseits weitgehend das Artenspektrum des Lebensraumes bestimmen kann.

Hustedt (1957) hat die biologische Bedeutung des Sauerstoffes herausgearbeitet. Er unterliegt dabei allerdings einer gewissen Einseitigkeit, da er aus der Tatsache, daß Fäulnis mit mehr oder weniger starker Sauerstoffzehrung verbunden ist (S. 195), andererseits folgert, daß damit verbunden an polysaproben Standorten keine Wucherung von O_2-bedürftigen Diatomeen auftreten kann. In etwa ist diese Folgerung richtig, wenn wir in einem Gewässer den Fäulnisort sehr eng begrenzen, also nur die Faulschlammzone des Sedimentes in Betracht ziehen: hier ist selbstverständlich kein Lebensraum für Diatomeen. Bei allen Systemen der stufenweisen Beziehung von Organismen zum Lebensraum wird aber der gesamte Lebensraum, Boden und freies Wasser, als Einheit betrachtet (sofern nicht Schichtungen andere Verhältnisse schaffen: Stagnationsperioden in Seen oder stabile Wasserschichten in Meeren).

Die Phytoplanktonwucherung hat neben der O_2-Produktion noch einen weiteren entscheidenden Einfluß auf den Gewässerzustand selbst, und zwar in der Heraufsetzung des pH-Wertes (in Abhängigkeit von der O_2-Produktion selbst = CO_2-Verbrauch und damit Verschiebung des Ionengleichgewichtes). Im Isebekkanal besteht normalerweise, d. h. in Zeiten geringen Phytoplanktonbestandes, ein pH von 7,3. Dieser kann auf 8,1 ansteigen (s. Tabelle 1). Wir haben damit eine Milieuverschiebung mit manchen Auswirkungen auf den Bestand des Planktons selbst (und des Nektons). Ferner ist auf die — bekannte — Erscheinung der Kiemenverätzung bei Fischen hinzuweisen, die sicher als ein Faktor für Fischkatastrophen (s. Abschnitt 7) auzusehen ist. Wahrscheinlich ist auch der oftmals festzustellende Wechsel in der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Planktons wenigstens zum Teil auf die pH-Verschiebung zurückzuführen, selbstverständlich in Kombination mit den weiteren Faktoren, CO_2-O_2-Relation, Temperatur u. a. — Durch das plötzliche (zum Teil über Nacht) vor sich gehende Zusammenfallen z. B. einer Rotatorienwucherung kommt es zu einer beträchtlichen Sekundärverschmutzung: die Leichen sedimentieren nur langsam und werden zum größten Teil bereits als Tripton abgebaut. Die so freiwerdenden Nährstoffe verbleiben wegen des mangelnden Wasseraustausches zum größten Teil im Kanal.

7. BIOLOGISCHE KATASTROPHEN

In den einleitenden Abschnitten wurde auf die durch Sielausläufe bedingte stoßweise Abwasserverschmutzung im Isebekkanal hingewiesen, durch welche bei einem manchmal nur geringen Zuschub ein bereits entwickelter bedenklicher Wasserzustand „zum Umkippen" gebracht wird. Es war bereits auch auf die Sekundärverschmutzungen durch das Zusammenfallen von Planktonwucherungen hingewiesen worden, durch welche der Effekt noch gesteigert wird. Für den biologischen Gesamtzustand des Gewässers sind gerade solche Extremwerte entscheidend.

Es muß vermerkt werden, daß der Extremwert eines solchen Belastungsschubes nur selten erfaßt wird — man analysiert fast immer nur das Resultat, also den Folgezustand völligen Sauerstoffschwundes bis an die Oberfläche. Wesentliches Anzeichen für die Entwicklung zu einer solchen Katastrophe sind immer die an der Wasseroberfläche treibenden halbtoten und toten Fische.

Die chemischen und biologischen Kausalglieder für eine solche Entwicklung wurden in den vorangehenden Abschnitten bereits kurz erläutert. Im folgenden soll ein Beispiel herausgegriffen werden, bei welchem durch einen glücklichen Umstand der chemische und biologische Zustand vor und kurz nach einer solchen Katastrophe analysiert worden ist: Tabelle 11.

3 Wochen vor Eintritt der Katastrophe (11. Juni 1957) herrschten im Kanal chemische und biologische Verhältnisse, aus denen die Vorbedingung für diese Entwicklung abzulesen ist.

Diese anorganische Indikation wäre durch das Planktonbild zu ergänzen. Dieses weist jedoch keine grundlegend negativen Züge auf: wohl sind viele als poly- und α-mesosaprob geltende Arten vorhanden, mengenmäßig herrschen aber die von LIEBMANN als β-mesosaprob eingestuften und indifferenten Formen vor.

Tabelle 11. Messungen zu einer biologischen Katastrophe im Isebekkanal

a) vor der Katastrophe = 11. VI. 1957
b) nach der Katastrophe = 5. VII. 1957

	18		19		20	
Station	a	b	a	b	a	b
t° C	15,6	24,3	16,5	23,6	15,8	24,2
O_2-Sättigung mg/l	10,1	8,5	10,1	8,6	10,0	8,5
O_2-Gehalt mg/l	2,5	3,7	3,4	3,8	3,4	5,4
O_2-Gehalt %		43		44		64
O_2-Gehalt n. 24 h, mg/l	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
O_2-Zehrung mg/l	2,5	3,7	3,4	3,8	3,4	5,4
O_2-Zehrung %	100	100	100	100	100	100
pH	7,4	7,3	7,5	7,5	7,5	7,5
SBV	2,3	2,7	2,3	2,6	2,3	2,5
Ges. Härte °dH	13,0	14,0	13,0	14,0	13,5	14,0
NH_4' mg/l	1,1	0,3	0,6	0,4	0,9	0,3
N_2O_3 mg/l	0,12	0,024	0,08	0,015	0,07	0,015
N_2O_5 mg/l	2,0	Spur	2,0	Spur	2,0	Spur
Cl' mg/l	56	59	70	60	60	60

Entscheidend ist die bei allen drei Stationen am 11. Juni vorhandene 100%ige Sauerstoffzehrung als biologischer Indikator für die hohe Belastung durch atmende Organismen. Zu bemerken ist, daß in der Nacht vor dem 11. Juni ein Gewitterregen niedergegangen war, wobei vermutlich die Überlaufsiele in Tätigkeit traten. Entsprechend waren die O_2-Werte sehr niedrig (sogar niedriger als nach dem Fischsterben am 5. Juli).

Das „Umschlagen" der chemischen Werte zu einem für Wassertiere letalen Zustand am 5. Juli wurde augenscheinlich durch die dichten Mengen an toten oder sterbenden, d. h. noch schwache Lebenszeichen aufweisenden Fische im gesamten Kanal; dazwischen waren auch einige, die noch aktiv nach Luft schnappten.

Stellenweise waren durch Winddrift die Leichen bis zu einer Zahl von 5 bis 20/m² zusammengetrieben (Plötze, Brachsen, Gründlinge, Flußbarsche, Alande, Aale, Hechte, letztere bis 60 cm

Länge). Die Wasseroberfläche wies ferner eine dicke, schlierige Schmutzschicht auf (Staub von den Straßen, Blätter). Am Ufer im trockenen Bereich oberhalb der Wasserlinie fanden sich viele Flußkrebse (*Cambarus affinis*); Wasserschnecken (*Viviparus*) lagen im Uferbereich mit weit heraushängendem Körper, ohne Vermögen diesen in das Gehäuse zurückzuziehen. Chironomidenlarven und Tubificiden waren lebend.

Das Fischsterben hatte in der Nacht vom 4. zum 5. Juli im mittleren Kanalbereich begonnen. In dieser Nacht war auch ein Gewitterregen niedergegangen. Es ist fraglich, ob dabei die Überlaufsiele in Tätigkeit traten, also ein zusätzlicher Schub von Faulstoffen in den Kanal gelangte (s. unten). — Die Planktonuntersuchung ergab am 5. Juli ein α- bis β-mesosaprobes Bild (nach LIEBMANN), beigemischt aber war eine große Zahl polysaprober Organismen (vor allem Flagellaten — *Euglena viridis*, *Bodo*- und *Trepomonas*-Arten — und Bakterien — *Beggiatoa alba*, *Chromatium okeni*); unter den α-mesosaproben Vertretern traten besonders auf: *Cryptomonas erosa*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Nitzschia palea*. Alle Plankter waren in starker Entwicklung, und im ganzen war eine Plankton-Massenentwicklung zu konstatieren, wenn auch eine eigentliche Wasserblüte fehlte. Es ist ersichtlich, daß dieses Planktonbild gegenüber dem 3 Wochen vor der Katastrophe (s. oben) keine qualitativen Unterschiede aufwies.

Wenn herausgestellt wurde, daß das chemische (vgl. Tabelle 11a—b) und das planktologische Gesamtbild 3 Wochen vor der Katastrophe und einen Tag nach dieser fast identisch sind, muß gefragt werden, welches das auslösende Moment der Katastrophe war. Es muß dabei von der Tatsache ausgegangen werden, daß bereits Wochen vorher im Kanal ein bedrohlicher Zustand herrschte, der aber trotz Gewitterregen (11. Juni) noch nicht zu dem Massensterben Veranlassung gab. Entscheidend für die schnelle Entwicklung in der Nacht vom 4. zum 5. Juli — O_2-Minderung bis zu weitgehendem Sauerstoffschwund — war die hohe Wassertemperatur = 24° C (im Vergleich zu der vorhergehenden Periode = 16° C am 11. Juni). Die Katastrophe war in diesem Fall ein reines Wärmephänomen in dem stagnierenden Kanal!

Der geringe Ammoniakgehalt spricht dafür, daß direkt vor der Katastrophe keine wesentliche Sielnotauslaß-Einleitung erfolgt war. Diese Einleitungen hatten aber in den Wochen vorher stattgefunden, was aus dem hohen Planktongehalt und dem vordem festgestellten hohen Ammoniakwert gefolgert werden kann (s. hierzu auch WUHRMANN u. WOKER, 1948, und WOKER, 1949).

Die Sielauslässe sind als Primärursache für die Eutrophierung aufzufassen. Aber erst bei einer Temperaturerhöhung = Beschleunigung der chemischen und biologischen Reaktionen, setzt dann ein rapider Sauerstoffschwund ein, der in Fischsterben seinen sichtbaren Ausdruck findet.

Das Fischsterben im Juli 1957 dauerte bis zum 7. VII. an. Es dürfte der größte Teil des Bestandes vernichtet worden sein. Es ist wichtig, darauf hinzuweisen, daß das Fischsterben im mittleren Kanalabschnitt begann: die oberhalb dieser Zone lebenden Fische waren nun im Kanal gefangen, das heißt, sie hatten keine Möglichkeit, bei Ausdehnung des Sauerstoffmangels in die Alster auszuweichen.

Es muß auffallen, daß sich im Isebekkanal überhaupt so viele Fische aufhalten. Der Kanal dürfte zu Zeiten ausreichenden Sauerstoffgehaltes eine Anlockung ausüben auf Grund der — im Vergleich zu den Alstergewässern — stellenweise reicheren Bodentierbesiedlung. Damit wird der Kanal zu einer Art Falle.

8. DAS PROBLEM DER GÜTESTUFUNG

In den vorhergehenden Abschnitten wurden bereits vielfach die Stufungen des Saprobiensystems bei der Typisierung einzelner Formen und Gewässerphasen herangezogen, wobei im wesentlichen das von LIEBMANN gegebene Schema ver-

wendet wurde. Bei der Diskussion der Eutrophierungsfaktoren (Abschnitt 3) war dargelegt worden, daß die durch die mannigfache Nährstoffzufuhr bestimmte Artenkombination nicht unbedingt durch ein starres Saprobiensystem erfaßt und typisiert werden kann. Bei der Analyse einer biologischen Katastrophe im Isebekkanal war ferner aufgezeigt worden, wie die Kombination der Außenfaktoren jeweils eine bestimmte Auswirkung zur Folge hatte, wobei das Planktonbild keinen unbedingten Hinweis gibt auf den jeweiligen Gefahrenzustand.

Die Problematik der reinen Gewässereinstufung auf Grund von Artenlisten mit jeweiliger Beifügung ihrer Saprobienwertung soll im folgenden am Beispiel der Planktonanalysen im Isebekkanal dargestellt werden.

Zunächst muß auf die weitgehende Diskrepanz in der Zuordnung der Arten zu einer Saprobienstufe bei den einzelnen Autoren hingewiesen werden: s. hierzu auch die beigefügten Angaben in der Planktonliste in Tabelle 4.

Diese Unterschiede führen so weit, daß z. B. *Cyclotella meneghiniana* von Kolkwitz als oligosaprob, von Liebmann aber als α-mesosaprob bezeichnet wird, ein Sprung also über mehrere Stufen. In der Regel beziehen sich die verschiedenen Auffassungen dieser beiden Autoren auf den Unterschied oligosaprob zu β-mesosaprob, wobei Kolkwitz meist die „reinere" Stufe = oligosaprob bevorzugt. Šrámek-Hušek (1956) bevorzugt die Angabe in Form einer Art von ökologischem Spektrum, durch welches wesentlich besser die ökologische Valenz der betreffenden Art zum Ausdruck gebracht wird.

Die klassische Dreiteilung des Saprobiensystems in oligo-, meso- und polysaprobe Stufe ist nach unseren heutigen Erkenntnissen als unglücklich anzusehen deshalb, weil alle Autoren die schärfste Trennung zwischen einem positiv und einem negativ zu bewertenden Gewässerzustand zwischen den α- und β-mesosaproben Abschnitt legen, also in die Mitte einer Hauptstufe.

Wie grundlegend-trennend diese Grenze zum Teil aufgefaßt wird, geht aus der Darstellungsmethode von Knöpp (1954/55, 1957) hervor, bei welcher die „positiven" Werte (Summe β-meso- und oligosaprober Organismen) nach oben, die „negativen" (Summe α-meso- und polysaprobe Organismen) nach unten abgetragen werden. „Dabei wurde vorausgesetzt, daß als Ziel aller abwassertechnischen Maßnahmen heute gelten kann, nach Möglichkeit die Grenze zwischen einer mäßigen mittleren Verschmutzung (β-mesosaprobe Stufe) und einer stärkeren mittleren Verschmutzung (α-mesosaprobe Stufe) nach unten nicht zu überschreiten". — Abgesehen von der Frage, wieweit überhaupt eine solche Scheidung in „positive" und „negative" Stufen biologisch zulässig ist, sei hier nur auf die Grenzziehung hingewiesen.

Die ja immerhin künstliche Stufung eines biologischen Kontinuums verführt oftmals die Autoren, mathematische Manipulation auf Grund der in die einzelnen Stufen eingeordneten Organismenzahl vorzunehmen: s. Knöpp (1954/55, 1957), Pantle & Buck (1955), Buck (1959). Die Absurdität einer solchen Methodik soll im folgenden am Isebekkanal exemplifiziert werden. Auch soll dabei die Auffassung der Einstufung bei den einzelnen Autoren vergleichend diskutiert werden.

Hierzu ist auf Grund der in Tabelle 4 angegebenen Saprobienzuordnung der Autoren Kolkwitz und Liebmann die Zahl der oligo-, α- und β-meso- und polysaproben Organismen sowie ihrer Zwischenstufen zusammengestellt worden: Tabelle 12.

Benutzen wir die Trennung zwischen „positiven" = oligo- bis β-mesosaproben und „negativen" = α-meso- bis polysaproben Formen, so stehen nach der Zuordnung von Kolkwitz 118 positiven 39 negative, nach der von Liebmann 52 positiven 37 negative Arten gegenüber.

Knöpp (1954/55) verteilt die „Arten, die verschiedenen Saprobienstufen angehören, vor allem dann, wenn sie der einen überwiegend zuzuordnen sind", bei der Addition „sinngemäß auf die entsprechenden Summen", z. B. 2 : 1. Kommt hierin schon die Schwierigkeit der mathe-

Tabelle 12. Die Plankter (Eu- und Pseudoplankter) des Isebekkanals, aufgegliedert nach Artenzahl und Saprobieneinstufung: Systeme von Kolkwitz (1950) und Liebmann (1951). Vgl. die Planktonliste mit Angabe der Saprobieneinstufung der beiden Autoren: Tabelle 4

K = Kolkwitz
L = Liebmann

o = oligosaprob
o—β = oligo- bis β-mesosaprob
β = β-mesosaprob
β—α = β-mesosaprob bis α-mesosaprob
α = α-mesosaprob
α—p = α-mesosaprob bis polysaprob
p = polysaprob

	o		o—β		β		β—α		α		α—p		p	
	K	L	K	L	K	L	K	L	K	L	K	L	K	L
Crustaceen	6	2	2	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Rotatorien	3	3	7	0	12	2	10	0	2	0	0	0	0	2
Protozoen	3	1	3	0	7	6	3	1	5	5	1	1	1	1
Chlorophyceen	5	0	1	0	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Conjugaten	0	0	0	0	3	0	0	1	0	2	0	0	0	0
Diatomeen	22	0	1	0	10	22	0	0	2	5	0	0	0	0
Flagellaten	5	1	2	0	8	3	2	0	2	6	2	0	3	5
Cyanophyceen	3	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Bakterien u. Pilze	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4	4
Chaetonotus, *Dreissensia* u. *Hydra*	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
gesamt	48	8	17	0	53	44	15	2	12	18	4	1	8	12

matischen Manipulation mit solchen Gruppenwerten zum Ausdruck, so erweist sich weiterhin daraus auch die Unmöglichkeit der sicheren Gruppierung der Formen — oder vorsichtiger: der meisten Formen. Die verschiedene ökologische Valenz der Arten widerstrebt eben einer exakt-mathematischen Erfassung.

Knöpp bezieht sich bei seinen Berechnungen vorzugsweise auf die Makrofauna, beim Main (Knöpp 1954/55) auf die Ufer- und Bodenbesiedlung (einschließlich *Sphaerotilus*, *Beggiatoa* usw.), für welche er tabellarisch die „jeweiligen Saprobienstufen" angibt. Bei einer Anzahl dieser Formen wäre zu diskutieren, wieweit diese Einstufung berechtigt oder besser: wieweit sie die gesamte ökologische Valenz und auch Präferenz erfaßt. Es ist ferner noch zu vermerken, daß bei diesem Berechnungsverfahren eine rein-zahlenmäßige Auswertung erfolgt ohne Rücksicht darauf, welche Körpergröße der Organismus hat. Dadurch bleibt die „biologische Aktivität" einer Art unbewertet, ein Vorticelliden-Rasen (= Massenvorkommen) erhält die gleiche Wertigkeit wie ein geschlossener Bewuchs von Dreissensien (Buck 1959, berücksichtigt diese Unterschiede der Größenordnung; s. unten).

Prüfen wir nach diesem Verfahren von Knöpp den Gesamtkomplex des Isebekkanals in zeitlicher und örtlicher Zusammenfassung und weiterhin eine Station (Station 22), stellen wir also fest, welche „Stufe der Verunreinigung" sich nach diesem Verfahren ergibt. Wir wählen hierzu das Saprobiensystem von Kolkwitz (1950). Das Ergebnis ist in Tabelle 13 zusammengestellt.

Es wurden fünf Häufigkeitsgruppen verwendet (vgl. Tabelle 4); es ergibt sich kein nennenswerter Unterschied zu der Einteilung in sieben Gruppen von Knöpp.

Von 488 Indikatoreinheiten wären nach dieser Berechnung 396 „positiv" (oligo- und β-mesosaprob) und nur 92 „negativ"! Das heißt, etwa 81% sind „positive" Indikatoreinheiten, unter ihnen fast die Hälfte oligosaprob. Die „Schwerpunkts-

linie" (hier: der Schwerpunkt) liegt im positiven Bereich, zwar noch in der β-mesosaproben Stufe, fast aber an der Grenze zur oligosaproben.

Zur weiteren Prüfung des KNÖPP-Verfahrens soll nun eine Station für ein Untersuchungsdatum herausgegriffen werden: Tabelle 14.

Tabelle 13. Isebekkanal: Summe der Planktonindikatoreinheiten der einzelnen Saprobienstufen auf Grund der Angaben in Tabelle 4. Berechnungsverfahren nach KNÖPP (1954/55), Saprobiensystem von KOLKWITZ (1950). Abkürzungen s. Tabelle 4.

I: Summen einschließlich der Zwischenstufen
II: Summen bei Zuschlag der Zwischen- zu den Hauptstufen.

	o	o—β	β	β—α	α	α—p	p
I Σ	152	62	157	49	31	12	25
II Σ	183		213		62		31

Tabelle 14. Isebekkanal, Station 22; 30. Mai 1956. Summe der Indikatoreinheiten der einzelnen Saprobienstufen (vgl. Tabelle 13). Berechnungsverfahren nach KNÖPP[1])

	o	o—β	β	β—α	α	α—p	p
I Σ	24	24	46	7	3	1	7
II Σ	36		61		8		7

Von 112 Indikatoreinheiten entfallen hierbei 97 auf die „positive" Seite (oligo- und β-mesosaprob), d. h., etwa 86%; 1/3 davon sind oligosaprob.

Diese Auswertung erweist wohl, daß ein solches Güteanalyseverfahren zu einem völlig den Tatsachen widersprechenden Resultat führt.

Weiterhin soll nun entsprechend das Verfahren von PANTLE & BUCK (1955) für den Isebekkanal getestet werden: Tabelle 15.

Tabelle 15. Isebekkanal, Station 22; 30. Mai 1956. Summe der Indikatoreinheiten der einzelnen Saprobienstufen. Berechnungsverfahren nach PANTLE & BUCK (1955) und BUCK (1959). Indikatoreinheiten gemäß Tabelle 4 (die 5 Häufigkeitsstufen auf die Stufen 1—3—5 aufgeteilt[2]). Abkürzungen s. Tabelle 4

I: Summen einschließlich der Zwischenstufen
II: Summen bei Zuschlag der Zwischen- zu den Hauptstufen

	o	o—β	β	β—α	α	α—p	p
I Σ	20	18	34	6	3	1	5
II Σ	29		46		7		5

[1]) Die vorliegenden exakten Zählungen im Isebekkanal sind in dieser Tabelle in die von KNÖPP auf Grund von Schätzungen gegebenen 7 Häufigkeitsstufen aufgeteilt worden:

+	= Einzelfund	= Häufigkeitsstufe 1
1—10 Ind./1 l	= wenig	= Häufigkeitsstufe 2
11—100 Ind./1 l	= wenig bis mittel	= Häufigkeitsstufe 3
100—1000 Ind. 1 l	= mittel	= Häufigkeitsstufe 4
1000—10000 Ind./1 l	= mittel bis viel	= Häufigkeitsstufe 5
10000—100000 Ind./1 l	= viel	= Haufigkeitsstufe 6
>100000 Ind./1 l	= Massenvorkommen	= Häufigkeitsstufe 7

[2]) + bis 10 Ind./1 l = Häufigkeitsstufe 1
11 bis 10000 Ind./1 l = Häufigkeitsstufe 3
> 10000 Ind./1 l = Häufigkeitsstufe 5

Nach dem Auswertungsverfahren von Pantle & Buck ist der Saprobienindex $(S) = \Sigma\,\text{poly}\% \cdot 4 + \alpha\text{-meso}\% \cdot 3 + \beta\text{-meso}\% \cdot 2 + \text{oligo}\% \cdot 1$, geteilt durch 100. Das ergibt für den Isebekkanal auf Grund der Berechnung in Tabelle 15:

$$S = \frac{5{,}8\% \cdot 4 + 8{,}1\% \cdot 3 + 52{,}9\% \cdot 2 + 33{,}3\% \cdot 1}{100} = 1{,}87.$$

Nach der Indexskala der beiden Autoren liegt der Saprobienindex mit 1,87 im Bereich „β-Mesosaprobie mit oligosaprobem Einschlag" (von 1 bis 1,75 liegt der oligosaprobe Bereich dieser Skala). — Wir kommen also mit diesem Auswertungsverfahren wiederum zu einer viel zu günstigen Gütezuordnung des Isebekkanals (die Analyse von Winter-Planktonfängen ergibt das gleiche Resultat).

Alle diese Analysen auf Grund der eingeführten Saprobienstufen von Kolkwitz [und Liebmann[1])] widersprechen kraß den gegebenen Verhältnissen im Isebekkanal, und zwar in einem an das Absurde grenzenden Umfang. Ein Gewässer, in welchem regelmäßig auf höchste Abwassereinwirkung zurückgehende biologische Katastrophen auftreten, und das im ganzen als übereutrophiert gelten kann, wäre nach diesen Verfahren als oligo- bis im schlechtesten Fall β-mesosaprob zu bezeichnen!

Es muß gefragt werden, ob die Einstufung der genannten Autoren irrtümlich, also in Einzelfällen zu berichtigen ist, oder aber, ob eine grundsätzlich falsche Einstellung zu diesem Komplex der Saprobiewertung der Formen vorhanden ist.

Es ist unverkennbar, daß solche Schwierigkeiten immer auftreten, wenn versucht wird, ein biologisches Kontinuum zu unterteilen. Trotzdem ist einem solchen Verfahren methodologisch nicht zu widersprechen, wenn auch davor gewarnt werden muß, durch mathematische Zahlenmanipulationen eine „Exaktheit" vorauszusetzen, die ansatzmäßig nicht gegeben ist.

Die Einwände gegen die Stufung des Saprobiensystems sind aber weitergehend: Es ist nicht nur ein — vielleicht in Einzelfällen — zu bemerkendes Überbewerten von Zahlen, sondern uns will scheinen, daß der Fehler im Ansatz selbst liegt.

Das System der Saprobienstufung geht aus von einem Faktor der „Verschmutzung", dessen Definition bereits Schwierigkeit bereitet. „Schmutz" ist ein unbiologischer und unwissenschaftlicher Terminus, und das gleiche trifft auch weitgehend für „Saprobität"[2]) zu. Ein Gewässer hat einen natürlichen oder künstlichen Eutrophiegrad; das Angebot an gebundenen und abgebauten Nährstoffen bestimmt seinen biologischen Zustand[3]). Die Wechselbeziehungen zwischen Nährstoffangebot, physikalischen Faktoren und biologischen Reaktionen gehören zum klassischen Bestand der Limnologie. In diesem Faktorenkomplex sind klare Beziehungen abzuleiten, bei welchen die künstliche Eutrophierung nur einen Spezialfall darstellt. Es scheint uns aber — die Gründe wurden dargelegt —

[1]) Im vorliegenden Falle sind die Analysen auf Grund der Saprobienliste von Kolkwitz (1950) vorgenommen worden. Eine entsprechende Prüfung gemäß dem Saprobiensystem von Liebmann (1951) ergibt ein mehr den Gegebenheiten entsprechendes, jedoch ebenfalls viel zu „positives" Resultat (vgl. S. 558 und Tabelle 12).

[2]) „Saprobität" oder „Saprobie" ist nach E. Naumann (1931, S. 525): Der Verschmutzungsgrad der Gewässer mit Rücksicht auf N-und P-haltige organische Abfallstoffe. Kann sowohl natürlich (Selbstverunreinigung) wie kulturell (Verunreinigung s. str.) bedingt sein.

[3]) Vergiftungen durch einseitige chemische Einleitungen gehören einem anderen Fragenkomplex an, für den auch die „normale" Saprobienstufung unzureichend ist; „antisaprob" ist hierbei ein Begriff, der noch kritisch zu behandeln wäre.

unnötig, wenn nicht biologisch irreführend, diesem Komplex einen auf der Reaktionsart der Eutrophie basierenden negativen Determinationskomplex zuzuordnen, wobei letzterer häufig überhaupt als Ausgangspunkt genommen wird. Belange der Praxis, vor allem in Hinblick auf die Gewässerbeurteilung in bezug auf anthropogene Einleitungen, haben hier nach unserer Auffassung zu einer Fehlentwicklung in der ökologischen Betrachtungsweise geführt.

Es könnte eingewendet werden, daß es sich bei dem als Beispiel gewählten Hamburger Stadtkanal um ein extremes Gewässer handelt, für welches das Saprobiensystem eben nicht heranzuziehen ist. Aber: alle abwasserbelasteten Gewässer sind extreme, d. h. in irgendeiner Hinsicht einseitig geprägte Lebensräume. Und speziell für diese ist doch das Saprobiensystem gedacht!

Der Fehler im Grundansatz der Konzeption liegt unseres Erachtens darin, daß der Trophiegrad des natürlichen Gewässers eingebaut ist in den Grad der anthropogenen künstlichen Steigerung der Eutrophie. Es ist ein Unding, ein natürlich-eutrophes Gewässer nach seinem Organismenbestand etwa als β-mesosaprob zu bestimmen und andererseits ein stark abwasserbelastetes Gewässer ebenfalls als β-mesosaprob, weil sich in diesem eine Lebensgemeinschaft findet, die auch in natürlich-eutrophen Gewässern vorkommt.

Günstiger scheinen die Möglichkeiten einer Saprobieeinstufung in Fließgewässern zu sein, in welchen durch die Strömung der Sauerstoffaktor sozusagen biologisch nivelliert wird, künstliche Nährstoffzufuhr sich also deutlicher in einem Wechsel der Lebensgemeinschaft auswirkt. Viele stehende Gewässer sind natürlich-eutroph, wenn nicht hypertroph, und in ihnen bildet sich — zumal in Stagnationsperioden — eine Biocoenose aus, die durchaus der in künstlich-saproben Gewässern entsprechen kann. Nur bestreiten wir die Möglichkeit, beide Gewässer nach der Stufung des Saprobiensystems zu katalogisieren. Hinzu kommt ja, daß Abwassereinleitungen in steigendem Umfang nicht in Form von Faulstoffen oder gelösten Nährstoffen, sondern in Form von chemischen Verbindungen erfolgen, die — extrem bei Detergenzien — eine Dezimierung der vorhandenen Lebewelt zur Folge haben, also eine Artenreduktion, die einer Manipulation mit der Artenzahl oder ihres Mengenauftretens in einzelnen Stufen eines Saprobiensystems widerstrebt.

So betont auch Wetzel (1958): „Nun beruhen aber keineswegs alle Verschmutzungsschäden auf Sauerstoffschwund. Verschiedene der in neuerer Zeit in den Vordergrund tretenden industriellen Verunreinigungen erzeugen Schäden nicht oder nicht in erster Linie durch O_2-Entzug, sondern wie z. B. Phenole, Anorgansalze, Detergenzien, durch direkte Giftwirkung. Das bedeutet, daß das Saprobiensystem nicht als einziges biologisches Kriterium der Wassergüte betrachtet werden kann und auch in dieser Hinsicht weitere Forschungen nötig sind".

Der „antisaprobe" Charakter dieser Gewässerverunreinigungen muß durch völlig andere Kriterien analysiert werden, wobei dem Trophiegrad des Wassers die Liste der — noch — vorhandenen Arten und ihrer Anzahl gegenüberzustellen ist. Der Unterschied der Arten- und Individuenzahl zu einem im ganzen etwa entsprechenden natürlichen, nicht abwasserbeeinflußten Gewässer als Bezugsgröße ist z. B. aufschlußreich. Ob Verfahren wie das von Bringmann (1956), Bringmann & Kühn (1958a, b, 1960) diesen Gegebenheiten näher kommen und bei weiterem Ausbau eine sicherere biologische Gewässerbeurteilung erlauben werden, ist abzuwarten. Eine mathematische Abzählung von „positiven" und „negativen" Arten, deren Zuordnung selbst noch problematisch ist, bleibt jedenfalls bedenklich: Experimentelle Untersuchungen über die ökologische Valenz von möglichen Indikatorarten wären überhaupt erst Voraussetzung.

Wetzel (1958) bemerkt mit vollem Recht, daß den stenotypischen Organismen zur Charakterisierung eines bestimmten Außenfaktors der Vorzug zu geben ist. „Wir kennen aber nur für verhältnismäßig wenige Wasserorganismen den Grad ihrer Bindung an bestimmte Außenfaktoren genau, weil er experimentell ermittelt werden muß. ... Die meisten Organismen sind in das Saprobiensystem eingeordnet worden, indem man ihr Auftreten im Freien mit den Begleitumständen in Beziehung setzte. Es ist so gut wie sicher, daß die Mehrzahl der Organismen, welche auf Grund derartiger Beobachtungen zur Beurteilung des Gewässerzustandes herangezogen werden, den Eurytypen, nicht aber den Stenotypen zuzurechnen ist, wie es zu wünschen wäre".

Mit dieser Kritik ist es jedoch nicht getan. Sie soll nicht den Eindruck erwecken, als wenn das Prinzip einer biologischen Gütebewertung der Gewässer verneint wird. Im Gegenteil! Das Primat der biologischen Gewässeranalyse gegenüber der nur-chemischen ist augenscheinlich und durch viele Untersuchungen bekräftigt. Gerade heute, wo durch Gesetz eine umfassende Gütekartierung in Deutschland gefordert wird, ist jedoch vor Fehlanalysen dringend zu warnen. Und solche müssen sich einstellen, wenn kritiklos vorliegende Saprobienlisten auf die Spezialfälle angewendet werden und etwa dann — wofür Beispiele gegeben wurden — auf Grund mathematischer Formeln ein „Ergebnis" als Zahlenwert errechnet, aber eben vorgetäuscht wird.

Sieht man die vorliegende Originalliteratur durch, ist man überrascht, auf wie wenigen exakten Bestimmungen des ökologischen Valenzwertes der einzelnen Arten die „Systeme" aufgebaut sind. Dringend wünschenswert wäre eine solche umfassende Analyse, die dann möglichst an verschiedenen Orten und Gewässertypen ausgeführt werden müßte, eben um einfach erstmal die exakte Unterlage für die Aufstellung der „Werte" einer biologischen Charakteristik der Organismen in bezug auf die biologisch wirksamen Faktoren zu erhalten. Das Auftreten einer Art in einem Gewässer eines bestimmten Faulgehaltes ist kein Kriterium für einen Saprobitätswert, sondern es ist zu fragen, wieweit hier z. B. der Sauerstoffgehalt der das Vorkommen ermöglichende Faktor ist (s. hierzu auch Wetzel 1958).

Als Beispiel sei auf die Saprobieneinstufung von Sauerstoff-bedürftigen Arten hingewiesen, die auch in Faulgewässern vorkommen. Sie werden nach ihrem Vorkommen als oligosaprob bezeichnet, z. B. nach Kolkwitz *Cordylophora lacustris*, *Gammarus pulex*, *Eurytemora affinis*, *Limnaea stagnalis* und andere Pulmonaten, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Codonella lacustris*, *Actinastrum hantzschii*, *Coelastrum microporum*, *Pediastrum duplex*, *P. tetras*, *Richteriella botryoides*, *Eudorina elegans*, *Microcystis flos aquae* und *M. aeruginosa*: Ein Sammelsurium von Arten, die völlig verschiedene ökologische Valenzen oder Spezialansprüche haben. Tiere, die Luft von der Gewässeroberfläche nehmen, sind unabhängiger vom O_2-Gehalt des Wassers, Sauerstoffbedürftige Arten in Fließgewässern können in hocheutrophem Milieu vorkommen, da die Wasserströmung ihnen die erforderliche O_2-Spannung liefert — und so weiter. Hinzuweisen ist weiterhin auf das Mikroklima, z. B. einen örtlichen Sauerstoffhof um planktische, koloniebildende Algen (so *Asterionella*, denen *Diplosiga frequentissima* aufsitzt und die als „olisosaprober" Flagellat damit auch in hypertrophen Gewässern eine Existenzmöglichkeit findet).

Die hier gebrachten, zum Teil absurden Beispiele treffen sehr viel geringer auf das durch Liebmann revidierte System zu (s. hierzu oben). Trotzdem würde auch nach diesem der Isebekkanal als β-mesosaprob, also zu günstig, einzustufen sein[1]). — Das System von Šrámek-Hušek berücksichtigt am weitestgehendsten die ökologische Valenz der einzelnen Arten und kommt damit dem biologischen

[1]) Es sei in diesem Zusammenhang auf die Diskussion zwischen Liebmann (1959) und Pantle (1960) hingewiesen, wobei Pantle betont, daß in den Grundsätzen der biologischen Gewässeruntersuchung zwischen Liebmann und ihm „keine wesentlichen Differenzen" bestehen und das nur in der Auswertung und Darstellung der Ergebnisse die Ansichten auseinander gehen.

Sachverhalt am nächsten. Aber auch hier ist zu fragen, ob es sich wirklich bei den angegebenen Valenzen um Saprobitätsstufen handelt, oder ob eben auch hier der Eutrophierungsgrad der entscheidende Faktor ist: in der Regel ist eben in Gewässern die Korrelation Eutrophie—Sauerstoffspiegel—Saprobitätsgrad gegeben, d. h. zum Beispiel: hohe Eutrophie = geringer O_2-Gehalt = hohe Saprobität. Dies ist der bei den Saprobiensystemen vorausgesetzte Normalfall. Es gibt aber eine Fülle von entgegengesetzten Beispielen, so: hohe Eutrophie — hoher bzw. meist genügender O_2-Gehalt — hohe Saprobität (dies würde etwa den Isebekkanal charakterisieren). Damit haben wir eine unterschiedliche Kombination von Faktoren, welche ihrerseits das Artenspektrum bestimmen. Darum ist es richtiger, von der Trophie als primärem biologischen Grundfaktor auszugehen und jeweils die Konsequenz im Gewässer festzustellen, d. h. den Grad der Aufarbeitung der Faulstoffe und den Umfang ihrer Sauerstoffbeanspruchung im Wechselspiel zur O_2-Produktion und weiter in Abhängigkeit von der Temperatur und vielen anderen Faktoren.

Wir kämen damit zu einer Trophiestufung der Gewässer, wobei auf das klassische Trophiesystem zurückgegriffen werden kann. Für die Belange einer Gewässergütebestimmung wären hierzu neben den quantitativen Planktonanalysen die Werte der Sauerstoffzehrung als entscheidendem Indikator heranzuziehen. Die Entwicklung eines solchen Systems, in welches dann die Organismen nach ihrer Trophiebedürftigkeit einzugliedern wären, stellt eine Zukunftsaufgabe dar. In der vorliegenden Arbeit sollte an einem Beispiel dargelegt werden, wie gefährlich es sein würde, umfassende Gütekartierungen ausschließlich nach Saprobienlisten auszuführen mit der Gefahr falscher Rückschlüsse und damit gefährlicher wirtschaftlicher Fehlmaßnahmen.

9. ZUSAMMENFASSUNG

Der Isebekkanal stellt einen im Hamburger Wohngebiet gelegenen künstlichen Ausbau eines kleinen, in den Alsterlauf einmündenden Baches dar. Er ist heute ein stagnierendes, durch mannigfache Abwassereinleitungen hypertrophiertes Gewässer. Die biologische Aktivität ist fast ausschließlich auf das Plankton beschränkt. In der Regel ist durch die Assimilation der massenhaft auftretenden Phytoplankter ausreichender Sauerstoff und damit ein artenreiches Tierleben gewährleistet. Bei extremen Wetterlagen kommt es jedoch zu O_2-Mangelkatastrophen (Fischsterben).

Die vorkommenden Plankter werden nach ihrer Häufigkeit, jahreszeitlichen und räumlichen Verteilung und anschließend nach ihrer Zuordnung in die Stufen der Saprobiensysteme analysiert. Hierbei stellt sich heraus, daß nach diesen Zuschreibungen und den Güteberechnungsverfahren von Knöpp und Pantle & Buck eine Gütezuordnung im β-mesosaproben bis oligosaproben Bereich erfolgen müßte, was nach dem Allgemeinbild des Kanals ein absurdes Ergebnis wäre.

Die Gründe für eine solche Fehlbeurteilung werden im Ansatz des Saprobiensystems überhaupt gesehen. Saprobie ist ein vom Begriff der „Verschmutzung" hergeleiteter Terminus, bei welchem nicht zwischen der natürlichen Trophie und einer künstlichen Eutrophierung unterschieden wird. Wesentlich ist auch, daß die ökologische Valenz der herangezogenen Indikatorarten noch zu wenig geprüft ist. Eine Gütebeurteilung auf Grund des Trophiegrades und des Sauerstoffregimes wird den biologischen Tatsachen mehr gerecht.

10. Literatur

Bringmann, G., 1956: Der Algen-Titer als Maßstab der Eutrophierung von Wasser und Schlamm. Gesundheits-Ing. **77**, 23—24.

— u. Kühn, R., 1958a: Veränderungen der Eutrophierung und Bio-Produktion gemessen am Biomassentiter von Testalgen. Ibid. **79**, 2.

— — 1958b: Der Biomassen-Titer von Spaltpilzen als Maßstab der Belastung des Wassers durch nichtmineralisierten Stickstoff. Ibid. **79**, 11.

— — 1960: Kartierung der Wassergüte nach dem Biomassentiter-Verfahren. Ibid. **81**, 2.

Buck, H., 1959: Biologische Güteuntersuchungen der Fließgewässer Nordwürttembergs. In: Biologische Flußüberwachung. Ergebnisse 1953—1958, Land: Baden-Württemberg. Stuttgart.

Caspers, H., 1953: Die Bodentierwelt und Biologie des Hamburger Alsterbeckens und der Stadtkanäle (Quantitative Untersuchungen zur Kennzeichnung eines Stadtsees). Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **52**.

— 1954a: Der Lebensraum der Hamburger Alster. Biologische Untersuchungen zur Kennzeichnung eines Stadtsees. GWF — Das Gas- und Wasserfach **95**, 6.

— 1954b: Die Biologie von Elbe und Alster. Ibid. **95**, 20.

Hustedt, Fr., 1957: Die Diatomeenflora des Flußsystems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. Denkschrift über den heutigen ökologischen Zustand der Wasserstraßen im bremischen Staatsgebiet auf Grund der Kieselalgen-Flora mit Beziehung auf die Abwasserverhältnisse. Abh. naturw. Ver. Bremen **34**, 3.

Knöpp, H., 1954/55: Ein neuer Weg zur Darstellung biologischer Vorfluteruntersuchungen erläutert an einem Gütelängsschnitt des Maines. Die Wasserwirtsch. **45**, 1.

— 1957: Die heutige biologische Gliederung des Rheinstromes. Dtsch. Gewässerkld. Mitt. **1**, 3.

Kolkwitz, R., 1950: Oekologie der Saprobien. Über die Beziehungen der Wasserorganismen zur Umwelt. Schr.reihe Ver. Wasser-, Boden- u. Lufthygiene, Berlin-Dahlem, Nr. 4. Piscator Verlag, Stuttgart.

Liebmann, H., 1951: Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. Band I. Verlag R. Oldenbourg, München.

— 1959: Methodik und Auswertung der biologischen Wassergüte-Kartierung; in „Münchner Beitr. z. Abwasser-, Fischerei- und Flußbiologie", Herausg. H. Liebmann, Bd. 6: Die Bewertung der Wasserqualität. Verlag R. Oldenbourg, München.

Naumann, E., 1931: Limnologische Terminologie. Verlag Urban u. Schwarzenberg, Berlin.

Nöthlich, Fr., 1949: Die Güte der Hamburger Wasserläufe Alster und Bille. Die Wasserwirtschaft **39**, 12, 1948—1949.

— 1953: Untersuchungen über die Wasserführung der Alster und ihrer Nebenflüsse im Hamburger Staatsgebiet. „Wasser u. Boden" **5**, 12.

— u. Haschke, J., 1948: Untersuchungen an Sielwässern Hamburgs. Gesundheits-Ing. **69**, 7.

Pantle, R.: 1960: Darstellung und Kartierung der biologischen Wassergüte. Dtsche Gewässerkdl. Mitt. **4**. 4.

— u. Buck, H., 1955: Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. GWF, Das Gas- u. Wasserfach, H. 18.

Šrámek-Hušek, R., 1956: Zur biologischen Charakteristik der höheren Saprobitätsstufen. Arch. Hydrobiol. **51**, 3.

Senats-Commission betr. die Verunreinigung der Alster: Zusammenfassende Darlegung der Verunreinigung der Alster. Hamburg, 15. 12. 1896. Drucksache No. 8 (Staatsarchiv).

Woker, H., 1949: Die Temperaturabhängigkeit der Giftwirkung von Ammoniak auf Fische. Verh. Int. Ver. theor. u. angew. Limnologie **10**.

Wuhrmann, K. u. Woker, H., 1948: Experimentelle Untersuchungen über die Ammoniak- und Blausäurevergiftung. Schweiz Z. f. Hydrologie **11** 1/2.

Prof. Dr. Hubert Caspers
Zoologisches Staatsinstitut
Hamburg 13, Bornplatz 5
Dr. Helmut Schulz
Institut für Haustierkunde
der Universität Kiel

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	567—579

V. S. Ivlev

Biologische Station zu Sewastopol

DIE VERTEILUNG DER JUNGFISCHE BEI GRADIENTBELEUCHTUNG

Inhaltsverzeichnis

1. Methodik und Material 567
2. Unterschiedliches Verhalten der Arten 571
3. Altersverschiedenheiten 572
4. Adaptationen 574
5. Auswirkung anderer Faktoren 575
6. Allgemeine Besprechung der Ergebnisse 576
7. Zusammenfassung 578
8. Literatur 579

Untersuchungen über die Verteilung der Tiere, insbesondere der Fische, in den Gradientverhältnissen eines bestimmten Milieufaktors haben ein doppeltes Interesse:

Erstens bietet das aktive Wählen einer bestimmten Intensitätszone des untersuchten Faktors ein sicheres Kriterium für die quantitative Beurteilung der optimalen Größe dieses Elementes der Umweltbedingungen. Durch eine Spezialmethode ist nicht nur die Intensität eines bestimmten, von der Stärke der Umweltwirkung abhängigen Prozesses analysierbar, sondern auch Gesetzmäßigkeiten der Verhältnisse zwischen den Umweltfaktoren und dem Organismus als Ganzem. Dieses Arbeitsgebiet, das an der Grenze von Ökologie und Reizphysiologie liegt, ist noch ganz jung.

Zweitens ist auch die praktische Anwendung der Gesetzmäßigkeiten von großem Interesse. So kann z. B. die Auswahl einer bestimmten Zone der Beleuchtungsintensität durch die Fische Hinweise geben auf Methoden des Anlockens und Abschreckens der Fische während des Fanges und weiter zur Schaffung optimaler Verhältnisse bei künstlicher Fischzucht.

1. METHODIK UND MATERIAL

Beobachtungen über die Lichtauswirkung auf die Wassertiere sind sehr zahlreich. In den meisten Fällen wurde aber keine genaue Bestimmung der Belichtungsgröße vorgenommen und diese nicht in den Verhältnissen eines strengen Gradients durchgeführt. In der Regel wurde die Beleuchtung nur qualitativ bestimmt und nur durch Trennung eines beleuchteten von einem unbeleuchteten Abschnitt (s. z. B. Steven 1955 und Privolnew 1956).

Die von Jones (1955), Bauers (1955), Harris und Wolfe (1955) und Ullyott (1936) beschriebenen Versuchsanordnungen geben dagegen die Möglichkeit, erstens eine Gradientbeleuchtung zu erzielen und zweitens die Intensität derselben an jeder Stelle der Einrichtung zu bestimmen. Hierzu wird in der Regel eine 1 bis 4 m lange Küvette verwendet, in der auf verschiedene Art ein Beleuchtungsgradient entsteht. In der Einrichtung von Jones, der mit Neunaugenlarven experimentierte, wurde die Verminderung der Beleuchtung dadurch erzielt, daß die Küvette bis 4 m verlängert wurde, die eine Seite unter Beleuchtung, die andere Seite ganz im Dunkeln. Um die schnellere Verminderung der Beleuchtung (bei der Seitenbeleuchtung) zu erzielen, hat Bauers das Wasser mit Tusche gefärbt. Dieses Verfahren wurde auch von Harris und Wolf bei der Herstellung eines vertikalen Gradienten verwendet, wobei die Beleuchtung von der Oberfläche — als 1 gemessen — in einer Tiefe von 32 cm auf nur 0,001 und in 50 cm auf 0,00001 absinkt. In der Photogradienteinrichtung von Ullyott wurde die Küvette mit milchweißem Glas bedeckt; versenkte schwarze Platten verminderten die Intensität des von einer Seitenquelle zutretenden Lichtes.

Die Versuchsanordnungen von Bauers und Ullyot sind gut, aber man kann mit ihnen nur mit sich langsam bewegenden Tieren experimentieren, so z. B. mit Mollusken, Turbellarien, einigen Insekten u. a. Für Fische ist sie nicht geeignet, da man ihre Verteilung in den unbeleuchteten Abschnitten der Vorrichtung nicht bestimmen kann. Daher wurde für unsere Versuche eine vielseitigere Photogradienteinrichtung konstruiert: Abb. 1.

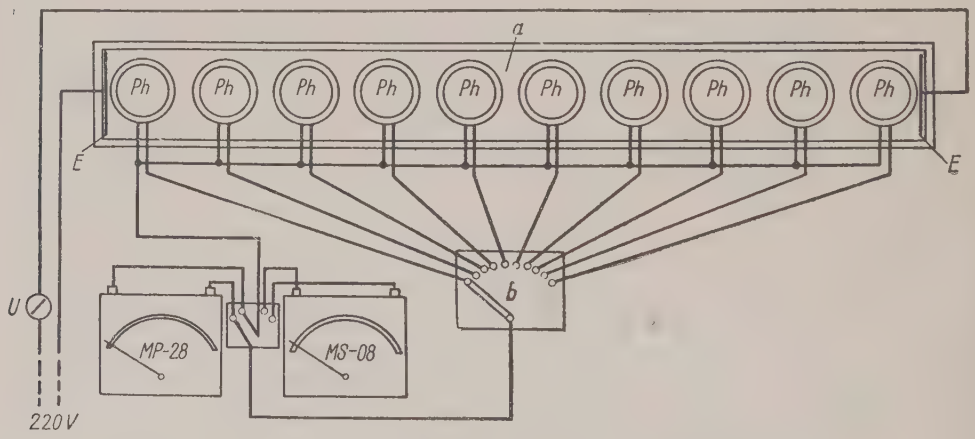


Abb. 1. Schema der Photogradienteinrichtung. Erklärungen im Text.

Den Hauptteil bildet eine Küvette (*a*), die aus organischem Glas zusammengeklebt ist; Länge 100 cm, Breite 11 cm, Höhe 7 cm. Die Wände sind mit schwarzem glanzlosen Lack bestrichem. Die Küvette selbst ist in einen bodenlosen Holzkasten entsprechender Größe gesenkt. Unter dem durchsichtigen Küvettenboden sind 10 Selenphotoelemente (*Ph*), Typus K-20, angebracht, deren Mittelpunkte 10 cm voneinander entfernt sind. An den gegenüberliegenden Enden der Küvette sind zwei Elektroden (*E*) angebracht, die mit dem Umschalter (*U*) des Wechselstrombeleuchtungsnetzes mit Spannung von 220 V verbunden sind. Die Küvette, deren Oberrand mit einem schwarzen Plüschstreifen versehen ist, wird mit einem Gradientglas zugedeckt. Belichtete Filmstreifen in verschiedenem Grade wurden aneinandergeklebt von voller Durchsichtigkeit bis zu absoluter Dunkelheit. Diese Streifen wurden so ausgewählt, daß sie eine gleichmäßige und der direkten nahestehende Verminderung der Beleuchtung bewirkten. Als Lichtquelle wurde eine

Lampe von 200 W über dem rechten Ende angebracht; ihr Heben und Senken erleichtert das Regulieren der Lichtintensität.

Die Photoelemente sind mit Hilfe eines Zehnkontaktumschalters (*b*) mit Millivoltmetern MP-28 und MS-08 verbunden. Man muß beide verwenden, da bei schwacher Beleuchtung MP-28 genauere Größen ($\pm$ 1 Lux) in dem Bereich von 0 bis 250—300 Lux angibt. Bei Beleuchtung $>$ 300 Lux werden die Photoelemente umgeschaltet und der MS-08 benutzt, der einen größeren Bereich besitzt, aber nicht so genau ist ($\pm$5 Lux). Alle Photoelemente und Millivoltmeter werden mit Hilfe eines Normalphotoelements geeicht. Es wurde auch geprüft, daß die 5-cm-Wasserschicht in der Küvette die Angaben nicht verändert.

Bevor man die Fische in die Küvette einsetzt, wird die Stärke der Beleuchtung an jeder der 10 Stellen bestimmt. Einige Zeit, nachdem dann 10 bis 50 Fische eingesetzt wurden, wird der Strom von dem Beleuchtungsnetz eingeschaltet, welcher mit den Elektroden (*E*) verbunden ist. Die Vorversuche zeigten folgendes: Erstens reicht eine zweistündige Frist für die Verteilung der Fische in Gradientbeleuchtung aus (meistens genügen 30 bis 40 Minuten). Zweitens tritt der Schock der Versuchsfische augenblicklich ein, ohne daß sie noch eine Ortsveränderung vornehmen.

Einige Sekunden nach der Stromeinschaltung wird das Gradientglas weggeschoben und die Verteilung der am Boden liegenden Fische registriert. Es muß beachtet werden, daß der Schock bei kleinen Larven (z. B. von Karpfen) unter 220 Volt in einer Küvette von 100 cm Länge nur dann eintritt, wenn das Wasser einen hohen Mineralgehalt hat (um 350 mg/l). Ist dieser geringer, tritt keine augenblickliche Schockwirkung ein.

Die Beleuchtung wird während des Versuchs und auch gleich nach seiner Beendigung, nachdem die Fische aus der Küvette genommen wurden, bestimmt. Als Regel ergab die wiederholte Bestimmung identische Werte, wenn die Spannung des Beleuchtungsnetzes dieselbe blieb. In einigen Fällen war während des Versuchs die Intensität der Beleuchtung an einigen Stellen etwas niedriger, was durch die Versuchsfische bedingt ist, die an den Photoelementen vorbeischwimmen oder haltmachen.

In Abb. 2 ist die Verteilung der Beleuchtung und der Versuchsfische (Karpfen) in der Küvette dargestellt. Die Kurve A zeigt die Verteilung vor und nach dem Einschalten des Beleuchtungsgradienten. Kurve B demonstriert die Verteilung der Fische in Zusammenhang mit der Beleuchtungsintensität.

Die Repräsentativität der Ergebnisse kann mit dem zweiten Beispiel illustriert werden: Abb. 3. Im ersten Fall (I) befand sich Aalbrut unter Bedingungen des Standardgradienten mit Minimum- und Maximumbeleuchtung an den gegenüberliegenden Enden der Küvette. Im zweiten Fall (II) war das Gradientglas verschoben, so daß das Beleuchtungsminimum zwischen 20 bis 30 cm an das linke Ende der Küvette fiel. Entsprechend ist die Verteilung der Versuchsfische verschoben. Wenn man die Ergebnisse beider Versuche als eine Funktion der Verteilung der Fische und der Beleuchtung darstellt, so bekommt man fast identische Kurven: Abb. 4. (Eine kleine Verschiebung ist dadurch zu erklären, daß in dem zweiten Fall ein völlig unbelichteter Abschnitt fehlte.)

Die Apparatur war nicht groß genug, um Versuche mit großen Fischen zu machen, so daß Experimente mit mehr als 6 bis 7 cm messenden Fischen zu unklaren Ergebnissen führten.

Als Versuchsfische dienten Larven und Jungfische von Lachs (*Salmo salar* L.), Bachforelle (*Salmo trutta* m. *fario* L.), Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gibbon),

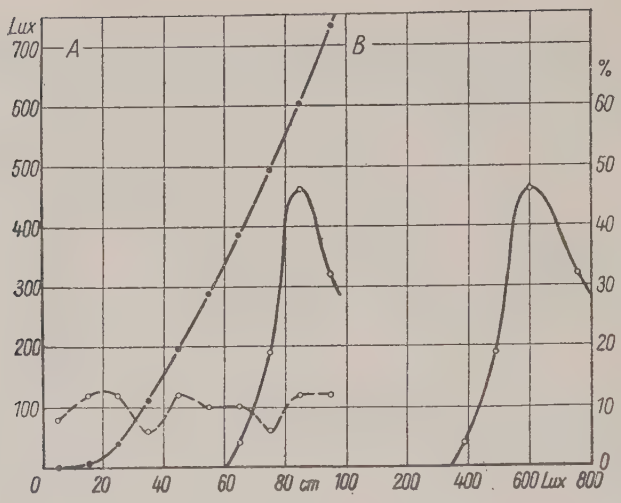
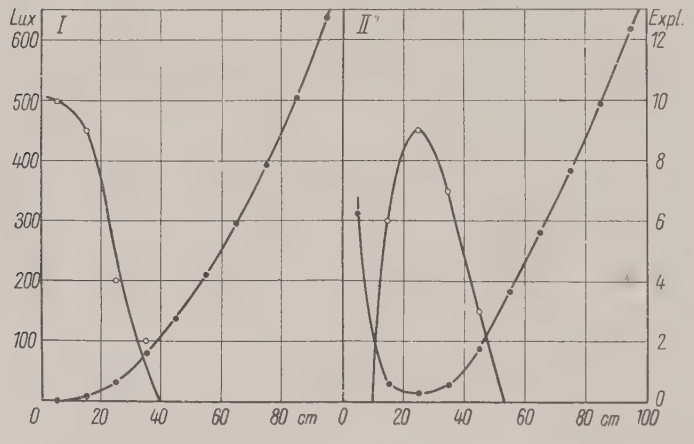
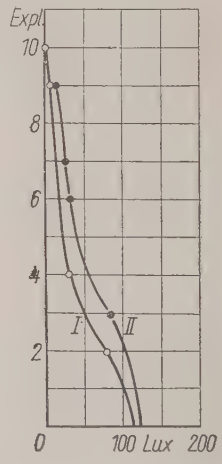


Abb. 2. A Die Verteilung der Beleuchtung (in Lux) und der Fische im Experiment. Punktlinie: bei mattem Licht, 410 Lux; durchgehende Linie: bei Gradientbeleuchtung.
B Verteilung der Fische als Funktion der Beleuchtung. Versuchsfische 50 Jungkarpfen (*Cyprinus carpio*); mittlere Länge 20 mm, $t°$ 18° C.



3



4

Abb. 3. Verteilung der Aalbrut bei verschiedenen Größen des Beleuchtungsgradienten. In jedem Versuch 25 Aale (mittlere Länge 7 cm), $t°$ 17° C.

Abb. 4. Verteilung der Aalbrut während zweier Versuche mit verschiedenem Beleuchtungsgradienten (Ausgangsgrößen s. Abb. 2).

Baikalomul (*Coregonus autumnalis migratorius* Gibbon), Karpfen[1]) (*Cyprinus carpio* L.), Karausche (*Carassius carassius* [L.]), Aal (*Anguilla anguilla* [L.]) und Stichling (*Pungitius pungitius* [L.]).

Die Fische wurden in den meisten Fällen gleich nach ihrem Abfischen aus den Teichen für die Experimente benutzt.

[1]) Bastard: Karpfen × Amurwildkarpfen.

Genaue Beobachtungen haben gezeigt, daß die Fische dieser Arten während unserer Versuche keine Tendenz zur Schwarmbildung zeigten und sich auch nicht vor Einschaltung der Gradientbeleuchtung an den Küvettenenden sammelten.

Die Ergebnisse dieser Parallelmessungen wurden vereinigt und als Kurven dargestellt, wobei jeder Punkt der bestimmten erfahrungsmäßigen Größe entspricht. Die Ziffernangaben, die die Kurven dublieren, sind nicht angeführt.

Es wurden insgesamt 60 Versuche angestellt, Zahl der Versuchsfische etwa 1300. Die Arbeiten wurden an der Versuchsanstalt des Wnyorchs „Ropscha" durchgeführt.

2. UNTERSCHIEDLICHES VERHALTEN DER ARTEN

Versuche zur Feststellung artlicher Reaktionsunterschiede in bezug auf die Beleuchtung wurden an Jungfischen gleichen Alters, 1 bis 2 Monate nach der Resorption des Dottersackes, durchgeführt. Eine Ausnahme hiervon waren die Aale (Alter wahrscheinlich 3 Jahre) und die Stichlinge (geschlechtsreif, zweisömmerig).

Abb. 5 zeigt, daß die beobachteten Arten in zwei gegensätzliche Gruppen geteilt werden können.

Die erste Gruppe besteht aus photophoben Jungfischen: Aal, Karausche und Lachs und auch Stichling. Besonders schattenliebend sind die Aale, die zu sich mehr als 90% in dem Abschnitt <40 Lux sammeln und die Karauschen, die sich gleichmäßig in der Zone von 0 bis 110 Lux verteilen, aber außerhalb dieser Zone nicht auftreten. Die Stichlinge verteilen sich auch gleichmäßig, aber die obere Grenze der Beleuchtung beträgt bei ihnen etwa 200 Lux. In dieser Zone sammelt sich 90% der Lachsbrut, wobei keine deutliche Schwelle vorhanden ist.

Die zweite Gruppe besteht aus lichtliebenden Fischen und ist durch drei Arten vertreten: die Jungfische des Karpfens, der Bachforelle und des Omuls. Bei dem

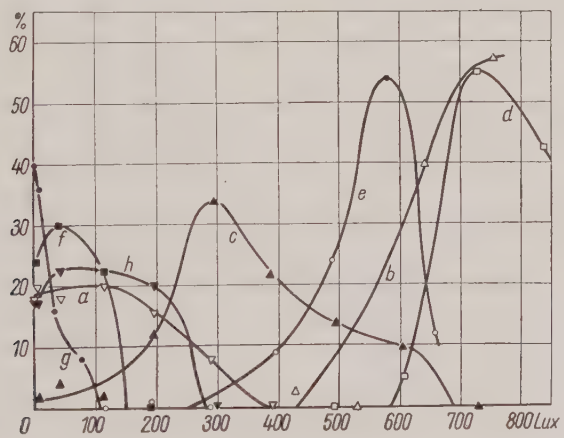


Abb. 5. Verteilung bei Gradientbeleuchtung der Jungfische verschiedener Arten: *a* Lachs (*Salmo salar*), 48 bis 62 mm, 50 Stück, 15° C; *b* Bachforelle (*Salmo trutta m. fario*), 25 bis 30 mm, 40 Stück, 16° C; *c* Regenbogenforelle (*Salmo irideus*), 35 bis 39 mm, 50 Stück, 18° C; *d* Baikalomul (*Coregonus autumnalis migratorius*) 49 bis 66 mm, 40 Stück, 15° C; *e* Karpfen (*Cyprinus carpio*), 22 bis 24 mm, 50 Stück, 18° C; *f* Karausche (*Carassius carassius*), 42 bis 46 mm, 50 Stück, 20° C; *g* Aal (*Anguilla anguilla*) 68 bis 73 mm, 25 Stück, 17° C; *h* Stichling (*Pungitius pungitius*), 51 bis 59 mm, 40 Stück, 12° C.

Karpfen ist ein gutes Beleuchtungsoptimum bei 580 Lux ausgeprägt, bei welchem sich mehr als die Hälfte der Versuchsfische ansammelt. Vergrößerung und Verminderung der Beleuchtung ist jeweils mit einer starken Verminderung der Fischzahl in diesem Optimalbereich verknüpft. Die anderen zwei Arten dieser Gruppe nehmen die äußerste Stelle ein. Das Beleuchtungsmaximum war in unseren Versuchen ungefähr 750 bis 850 Lux. Wie sich ergibt, bildet eine solche Beleuchtung keine Schwelle für die Bachforelle. Auch die Verteilungskurve des Omuls ist nicht deutlich. Nach der Eigenart beider Kurven kann man sich aber vorstellen, daß eine Beleuchtungszone erreicht wurde, die für diese Fische indifferent ist.

Die Jungfische der Regenbogenforelle nehmen eine mittlere Stellung ein. In einem Beispiel waren sehr gut zwei ausgeprägte Schwellengrößen der Beleuchtung zu erkennen, die untere nahe Null, die obere ungefähr bei 700 Lux. Auch das Optimum bei ungefähr 300 Lux war deutlich ausgeprägt. Tabelle 1 bringt die aus diesen Versuchen sich ergebenden Reihen (Zahlen = Lichtintensität in Lux):

Tabelle 1. Optimum und Konzentrationszone von Fischen im Beleuchtungsgradienten

Fischart	Optimum (Modalgröße der Beleuchtung)	Zone der Konzentration von 90—100% Fische
	Lux	Lux
Aal	0	0— 40
Karausche	40	0—120
Stichling	75	0—200
Lachs	115	0—200
Regenbogenforelle	290	150—650
Karpfen	580	350—680
Omul	730	600— > 850
Bachforelle	> 760	500— > 800

3. ALTERSVERSCHIEDENHEITEN

Bestimmungen über Altersverschiedenheiten in bezug auf eine Beleuchtungspräferenz wurden an den Jungfischen von Lachs, Omul, Karpfen und Aal durchgeführt: Abb. 6.

Beim Lachs wurden drei Altersgruppen untersucht: Larven vor dem Übergang zur aktiven Nahrung, Jungfische während der ersten Zeit ihres aktiven Lebens und Jungfische, die etwas älter waren. Alle drei Gruppen sind photophob, jedoch in unterschiedlichem Ausmaß; im ganzen wird die Photophobie mit dem Wachstum immer schwächer. Die Verteilungskurven zeigen, daß die Larven am ausgeprägtesten photophob sind: 94% von ihnen sammeln sich in den dunkelsten Abschnitten der Einrichtung (0 bis 4 Lux). Die zweite Altersgruppe verteilt sich allmählicher (92% in der Zone von 0 bis 60 Lux) und die dritte in der Zone 0 bis 200 Lux.

Die Omule waren in den Versuchen mit zwei Gruppen vertreten: Larven und 2 Monate alte Jungfische. Hier waren die Unterschiede sehr groß. Die Larven sind deutlich photophob: fast 100%ig sammeln sie sich in der Beleuchtungszone 0 bis 25 Lux an. Im Gegensatz dazu sind die Jungfische deutlich lichtliebend: das Kurvenmaximum der Verteilung liegt bei 730 Lux und die untere Schwelle ungefähr bei 60 Lux.

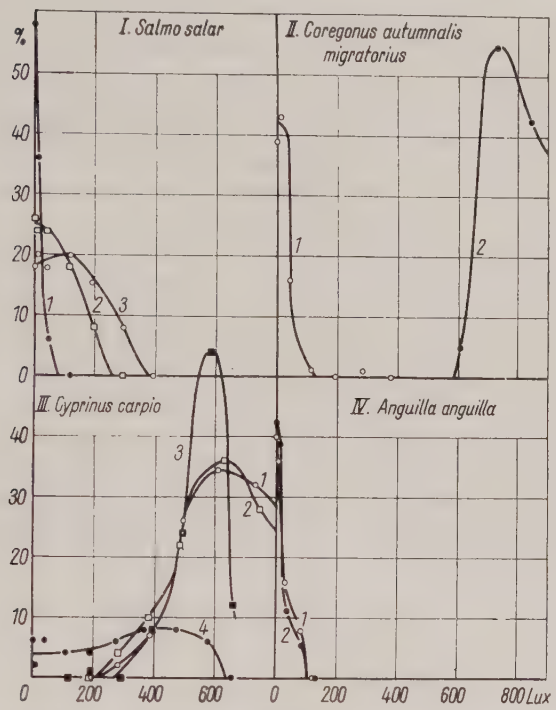


Abb. 6. Altersveränderungen in bezug auf Beleuchtungspräferenz. I: Lachs. **1** Larven, 26 Tage alt, 24 bis 28 mm, 50 Stück, 14° C; **2** Jungfische, 46 Tage alt, 31 bis 36 mm, 50 Stück, 18° C; **3** Jungfische, 82 Tage alt, 48 bis 62 mm, 50 Stück, 15° C. II: Omul. **1** Larven, 6 Tage alt, 12 bis 13 mm, 100 Stück, 12° C; **2** Jungfische, 65 Tage alt, 40 Stück, 16° C. III: Karpfen. **1** Larven, 2 Tage alt, 7 mm, 100 Stück, 22° C; **2** Jungfische, 15 Tage alt, 12 bis 14 mm, 50 Stück, 20° C; **3** Jungfische, 28 Tage alt, 22 bis 24 mm, 50 Stück, 18° C; **4** Jungfische, 52 Tage alt, 60 bis 75 mm, 50 Stück, 18° C. IV: Aal. **1** Jungfische, 68 bis 73 mm, 25 Stück, 17° C; **2** Jungfische, 66 Tage älter als die ersten, 76 bis 82 mm, 18 Stück, 17° C.

Ganz anders ist es mit den vier Altersgruppen des Karpfens. Larven und 15 Tage alte Jungfische reagieren fast gleich: untere Schwelle um 200 Lux und Maximum bei 600 bis 620 Lux. Bei der nächsten Altersgruppe bleibt die Unterschwelle dieselbe — 200 Lux —, aber das sehr gut ausgeprägte Maximum verschiebt sich in die „dunkle" Seite und ist um 570 Lux zu finden. Die letzte Altersgruppe, 2 Monate alte Fische, ist eher photophob, doch ist ihre Verteilung in der breiten Belichtungszone — von 0 bis 600 Lux — gleichmäßig, so daß man in diesen Grenzen von einer Lichtindifferenz sprechen kann.

Die für die Versuche verwendeten Jungaale wurden an der atlantischen Küste Frankreichs gefangen. Es handelt sich um dreisömmerige Fische, doch müssen wahrscheinlich zwei Gruppen unterschieden werden, von denen die erstere etwa 66 Tage älter war. Die Versuchsergebnisse beider Gruppen sind jedoch fast gleich.

Die durchgeführten Versuche bieten also die Gelegenheit, drei Typen der Altersverschiebungen in bezug auf die Beleuchtungspräferenz zu beobachten: 1. von der Photophobie zur Photophilie; 2. von der Photophilie zur Photophobie; 3. lichtindifferente Arten.

4. ADAPTATIONEN

Die Vorversuche zeigten, daß die Zone der bevorzugten Beleuchtungsintensität verschoben wird in Beziehung zu den Bedingungen der Hälterung der Versuchsfische vor dem Experiment. Um den Umfang dieser Erscheinung zu bestimmen, wurden Versuche mit Jungfischen von Lachsen und Karpfen durchgeführt: Abb. 7.

Die Kurven (1) beider Arten zeigen bei Gradientbeleuchtung die Verteilung der Jungfische, die aus den natürlichen Verhältnissen genommen waren. Das Ergebnis entspricht dem in Abb. 5 Dargestellten.

Jungfische beider Gruppen wurden in zwei Untergruppen verteilt: Die eine (2) war bei ununterbrochener Beleuchtung um 800 bis 900 Lux, die andere (3) in voller Dunkelheit gezüchtet worden.

Wie man an den Kurven sieht, wählen die Junglachse, die 30 Stunden unter Beleuchtung oder in der Dunkelheit gehältert wurden, im Vergleich zu „natürlichen" Fischen eine andere Beleuchtungszone. Dunkelheitsadaptation hat die Konzentration sämtlicher Jungfische in der Zone 0 bis 50 Lux zur Folge. Lichtadaptationen verändern die Verteilungszone fast gar nicht, verschieben aber das Konzentrationsmaximum von 120 bis 130 Lux auf 300 Lux.

Bei den Jungkarpfen wird die bei Beleuchtung gezüchtete Gruppe (2), ohne die Verteilungsart zu ändern, etwas zur Seite der größeren Beleuchtung — ungefähr um 100 Lux — verschoben. Die an Dunkelheit adaptierten Jungfische (3)

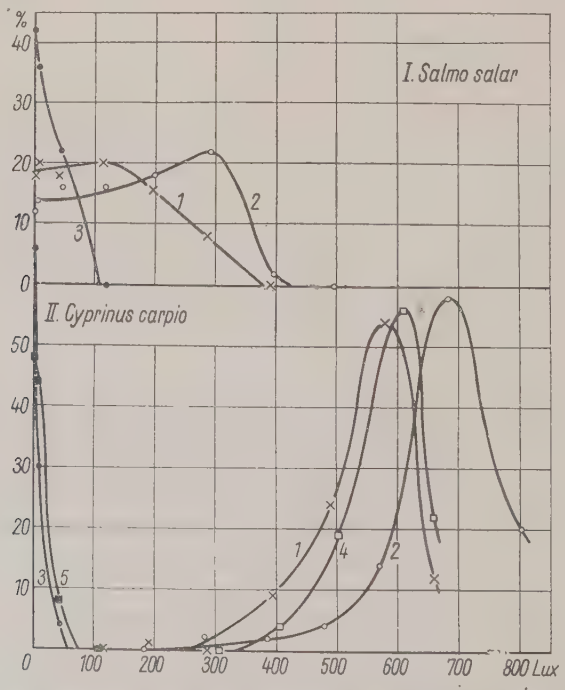


Abb. 7. Verteilung von Fischbrut, die während 30 Stunden an Licht (2) und an Dunkelheit (3) adaptiert wurde. Zum Vergleich ist die Verteilung der Brut aus den natürlichen Bedingungen (1) gegeben. I. Lachs, 48 bis 62 mm, in jedem Versuch 50 Stück, 15° C; II. Karpfen, 22 bis 24 mm, in jedem Versuch 50 Stück, 18° C; dieselben Fische, an Licht (4) und an Dunkel (5) während 8 Stunden adaptiert.

wurden deutlich photophob und sammelten sich in der Zone 0 bis 50 Lux an. Mit anderen Worten: die Verschiebungsgröße zum Dunkeln ist mächtiger als jene zum Licht.

Um die Abhängigkeit der Verschiebung von der Adaptationszeit zu bestimmen, wurden Versuche mit den Jungkarpfen derselben Gruppe durchgeführt, indem sie nur 8 Stunden bei Beleuchtung oder im Dunkeln gehältert wurden: Abb. 7 (*4* an Licht und *5* an Dunkelheit adaptierte Fische). Der Vergleich der Kurven läßt erkennen, daß die 8stündige Lichtadaptation zu einer Zwischenstellung führt, die jedoch näher zu der der „natürlichen" Jungfische liegt als zu der von Jungfischen, die 30 Stunden beleuchtet wurden. Aber die Dunkeladaptationen während 30 und 8 Stunden haben eine fast gleiche Verteilung zur Folge. Der beobachtete Unterschied ist den einzelnen Versuchsunterschieden gleich.

5. AUSWIRKUNG ANDERER FAKTOREN

Eine weitere Versuchsreihe wurde durchgeführt, um die Einwirkung anderer Milieufaktoren — Temperatur und pH — auf die Verteilung der Jungfische bei Gradientbeleuchtung zu prüfen.

Abb. 8 zeigt die Ergebnisse der Temperaturversuche mit Karpfen und Omul. Die Verteilung der Jungomule (Abb. 8, I) hat bei niedrigen Temperaturen (3 bis

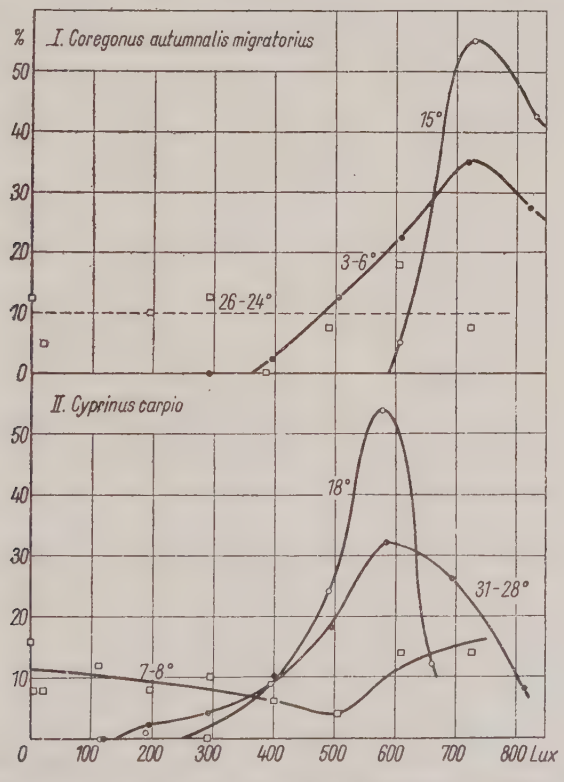


Abb. 8. Einfluß der Temperatur auf die Verteilung der Jungfische bei der Gradientbeleuchtung: I Omul, 46 bis 69 mm, 40 Stück in jedem Versuch; II Karpfen, 20 bis 28 mm, 50 Stück im Versuch. Die erste Zahl bedeutet die Temperatur am Anfang, die zweite am Ende des Versuches.

6° C, Kontrollversuche bei 15° C) die Größe der Optimalbeleuchtung beibehalten (720 Lux), doch ist sie nicht so kompakt und umfaßt eine breitere Zone: im Kontrollversuch von 600 Lux an, in dem Hauptversuch bei niedriger t° von 400 Lux an[1]). Eine Temperatursteigerung auf 26° C hatte eine regellose Verteilung ohne jegliche Gesetzmäßigkeit zur Folge.

In den Versuchen mit Karpfenbrut (Abb. 8, II) waren die Ergebnisse ganz anders. Die Temperaturerhöhung auf 13° C hatte eine weniger kompakte Verteilung zur Folge; aber das Optimum und die allgemeine Verteilung der Jungfische blieben dieselben. Das Beleuchtungsintervall, in dem die Versuchsfische weilten, war 400 Lux (von 300 bis 700 Lux) in der Kontrolle und 700 Lux (von 150 bis 850 Lux) bei erhöhter Temperatur. Bei einer Temperatursenkung auf 7 bis 8° C ist dagegen die Verteilung regellos und ähnelt der des Omuls bei hoher Temperatur, nur mit dem Unterschied, daß eine schwache Tendenz zur Konzentration der Jungfische in den äußersten Bereichen mit Beleuchtung zu beobachten war.

Versuche über den Einfluß des pH-Wertes wurden nur an Karpfenbrut durchgeführt. Das Wasser, in welchem diese Fische gezüchtet wurden, hatte einen pH-Wert von 8,1. Die Verteilung der Fische bei diesen Werten wurde als Kontrolle angenommen. In zwei Versuchen wurden die pH-Werte mit Hilfe von Salzsäure und Natriumhydroxyd auf 4,6 bzw. 9,3 verschoben. Die Kurven (Abb. 9) zeigen, daß sich in beiden Fällen eine gleiche Verteilung der Fische ergibt: die Jungfische sammeln sich ungeachtet der Beleuchtung in den äußersten Abschnitten der Küvette. Mit anderen Worten, die bei niedrigen Temperaturen schwach ausgebildete Tendenz wird in diesen Versuchen deutlich wahrnehmbar.

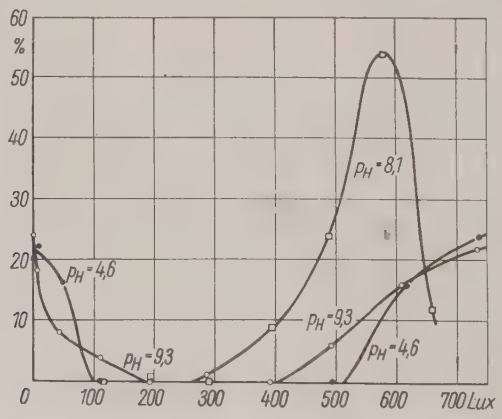


Abb. 9. Einfluß des pH-Wertes auf die Verteilung der Karpfenbrut bei Gradientbeleuchtung. In jedem Versuch 50 Stück; Versuchsfische 14 bis 16 mm, t° 17° C; Kontrollfische (pH 8,1) 22 bis 24 mm, 18° C.

6. ALLGEMEINE BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Individualreaktionen der Organismen auf Umwelteinflüsse haben immer eine physiologische Grundlage und werden quantitativ in einer Funktionalabhängigkeit geäußert. Erscheinungen, die sich in den Populationen und Cönosen auf

[1]) Versuchstemperatur entspricht den Zuchtverhältnissen dieser Fische in Teichen. Das Temperaturintervall in den Versuchen zeigte die Erhöhung und Verminderung der Temperatur während des Experiments.

Grund der Individualreaktionen entwickeln, bekommen besondere Eigenschaften und sind den wichtigsten stochastischen Gesetzmäßigkeiten unterworfen.

Eine vergleichend-ökologische Analyse hat meistens mit den Individualreaktionen zu tun. Eines der wichtigsten Probleme dieses Teils der Ökologie ist die Frage nach der aktiven Auswahl der Optimumzone durch die Tiere unter der Gradientverteilung der Spannung des bestimmten Milieufaktors.

Untersuchungen über die Lichteinwirkung, insbesondere auf die Bewegungsreaktionen der Tiere wurden meistens an den terrestrischen Arten, hauptsächlich an Insekten, durchgeführt. Dieses Material, das von Fraenkel und Gunn (1940) zusammengefaßt ist, gab Anlaß, eine Systematik verschiedener Tierreaktionen auf die Umwelteinwirkung auszuarbeiten.

Beobachtungen über das Verhalten der Fische bei der Gradientbeleuchtung zeigen, daß man solche Reaktionen keiner Form von Taxien oder Kinesen entsprechend der Klassifikation der genannten Autoren zuzuordnen vermag. Wenn auch das Benehmen der Fische bei Gradientbedingungen dem Begriff Klinokinese gut entspricht, so hat doch die Gradientbeleuchtung einen ganz anderen Charakter. Man kann sich vorstellen, daß in diesem Fall eine Kombination von zwei Erscheinungen beobachtet wird: die der direkten orientierenden Wirkung des Lichtes und die der Auswahl einer Optimalzone mittels „Versuch und Irrtum". Unsere Versuche bestätigen nicht die Schlußfolgerungen von Jones (1955), die auf Grund der Versuche an Neunaugenlarven gemacht wurden und besagen, daß von einer Seite der Schwellenbeleuchtung orthokinetische, von der anderen klinokinetische Reaktionen entstehen. In keinem einzigen Fall haben wir eine echte Orthokinese beobachtet, und es muß bezweifelt werden, ob eine solche überhaupt zu finden ist. Wir müssen aber betonen, daß diese Schlußfolgerung nur auf Grund der Visualregistrierungen der Bewegungen gemacht wurde.

Es liegen bereits viele Angaben über das Verhalten von Fischen unter Thermogradientbedingungen vor (Ivlev, 1958). Aber die Erforschung der Fischverteilung bei einer Gradientbeleuchtung steht erst im Anfang, wobei die vorhandenen Ergebnisse — wie besprochen — methodisch nicht immer einwandfrei sind. Die oben geschilderten Ergebnisse können jedoch bereits zu einigen allgemeinen Schlußfolgerungen führen.

Erstens entspricht die aktive Auswahl dieser oder jener Beleuchtungszone durch das Versuchstier den Naturbedingungen. Dies wird bestätigt beim Vergleich von Reaktionen verschiedener Arten und auch verschiedener Altersgruppen von Jungfischen einer Art.

Im ersteren Fall ist zu erkennen, daß die Jungfische, die am Boden liegen und zum Verstecken neigen, deutlich photophob sind. Jungfische, die im freien Wasser leben oder optisch ihre Beute verfolgen, bevorzugen den größeren Beleuchtungsgrad. Die Art des Nahrungserwerbs spielt die Hauptrolle bei der Auswahl dieser oder jener Beleuchtung. Das wird durch die Analyse der Altersveränderungen bestätigt: der Übergang vom Planktonfressen zur Bodenernährung hat eine tiefe Veränderung der Beleuchtungsreaktionen der Jungfische zur Folge.

Nicht weniger tiefe Verschiebungen der Beleuchtungspräferenz sind beim Übergang vom Larvenstadium zur aktiven Ernährung zu beobachten. Bei den Bodenlaichern (Lachs, Omul) sind die Larven deutlich photophob, der Übergang zur aktiven Ernährung wird von der Präferenz zu stärkerer Beleuchtung begleitet. Bei den Junglachsen, die sich von Bodentieren ernähren, ist diese Erscheinung schwächer als beim Omul als typischem Planktonfresser.

Ein ganz anderes Bild bietet der Karpfen. Seine Larven leben in der Natur bei stärkerer Beleuchtung. Ihre Lichtreaktionen bleiben im Versuch dieselben. Auch die Jungfische sind photophil, aber erst von der Zeit ab, da sie sich von Plankton ernähren. Dieselben Ergebnisse hatten Woodhead & Woodhead (1955) bei Heringslarven und Neave (1955) mit Gorbuschabrut (*Onkorhynchus gorbuscha*) erhalten.

Weiter besteht eine deutliche Abhängigkeit der Beleuchtungspräferenz von den Kulturbedingungen vor dem Versuch. Es ist zu bemerken, daß die Fische sich an veränderte Beleuchtungsbedingungen viel leichter gewöhnen als an eine Temperaturverschiebung. Es genügt, die Karpfenbrut einige Stunden bei Beleuchtung oder im Dunkeln zu hältern, um von verschieden adaptierten Gruppen dann eine Ansammlung an entgegengesetzten Abschnitten der Küvette zu haben.

Eine schnelle Adaptation, die auch von Maeda (1955) an *Gerilla punctata* beobachtet wurde, hat eine größere Verschiebung bei der Dunkeladaptation zur Folge. Ursache hierfür ist, daß die Jungfische in den Versuchen als „normal" angesehen wurden, die sozusagen „Tagesfische" sind und in gewissem Umfang sich bereits an die Beleuchtung gewöhnt hatten. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß der Umfang der Verschiebung der Präferenzzone proportional der Differenz von Normal und Adaptationsbeleuchtung ist. Die Ergebnisse sind jedoch noch zu spärlich, als daß diese Schlußfolgerung quantitativ ausgedrückt werden kann.

Eine dritte Gesetzmäßigkeit ist in dem Einfluß der Begleitfaktoren gegeben. In allen Versuchen bewirkte die Verschiebung des pH-Wertes eine Schädigung. Hierbei kann man jedoch nicht von der kombinierten Einwirkung zweier Faktoren sprechen, sondern nur von einer pathologischen Beleuchtungsreaktion der Tiere. Ungefähr dieselbe Schadwirkung übt auch der Wärmegrad aus, aber differenziert nach den Artbesonderheiten der Jungfische.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Zur experimentellen Erforschung der Verteilung der Fische bei der Gradientbeleuchtung wurde eine neu entwickelte Photogradienteinrichtung benutzt, mit der ständige und reproduzierbare Ergebnisse zu erzielen sind.

Festgestellte artliche Reaktionsunterschiede der Fische zur Beleuchtung entsprechen den Gegebenheiten, denen diese Arten in der Natur unterworfen sind. Die untersuchten Arten können in eine Reihenfolge gegliedert werden von echten Photophoben bis zu Fischen, die eine starke Beleuchtung vorziehen.

Auch Altersunterschiede bei der Beleuchtungspräferenz werden von den natürlichen Lebensbedingungen bestimmt. Die Hauptrolle spielt der Übergang vom Larvalstadium zum aktiven Leben und der Übergang zu einer ganz anderen Ernährungsart, z. B. von der pelagischen zu der Bodenernährung.

Die Vorhälterung der Versuchsfische im Dunkeln oder bei ununterbrochener Beleuchtung ändert die Art der Verbreitung der Fische im Beleuchtungsgradienten Die Verschiebungsgröße ist in diesem Fall einer Differenz der Normal- und Adaptionsbeleuchtung proportional.

Ein höherer bzw. niedrigerer Wärmegrad hat ebenso wie eine wesentliche Veränderung des pH-Wertes eine schädigende Wirkung und äußert sich im Versuch in einem weitgehenden Abweichen der Verteilung der Versuchsfische.

Die Beobachtungen an dem Verhalten der Fische bei der Gradientbeleuchtung zeigen, daß dieser Prozeß eine Kombination direkter orientierender Wirkung des Lichtes und der Reaktion des klinokinetischen Typus ist.

8. Literatur

Bauers, Ch., 1953: Über die Orientierung wirbelloser Tiere zum Licht. Zool. Jahrb., Abt. I, **64**, 348—390.

Fraenkel, C., and Gunn, D. F., 1940: The orientation of animals. Kinesis, Taxis and Compaso-reactions. Oxford.

Harris, J. R., and Wolfe, U. K., 1955. A laboratory study of vertical migration. Proc. Roy. Soc. **144**, 329—354.

Ивлев, В. С., 1958: Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды. Тр. совещ. по физиолог. рыб. 288—296.

(Ivlev, V. S., 1958: Ökologisch-physiologische Analyse der Verteilung der Fische in gradienten Umweltbedingungen. Tr. sowestsch. po fisiolog. ryb. 288—296).

Jones, F. R. H., 1955: Photo-Kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey. J. Exper. Biol. **32**, 492—503.

Maeda, H., 1955: Statistical analyses of the influences of various lights upon the distribution of fishes in aquarium. I. The influences of various lights upon the distribution of dark adapted fishes. Bull. Japan. Soc. Sc. Fish. **21**, 159—163,

Neave, F., 1955: Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry. J. Fisher. Res. Board Canada **12**, 369—374.

Привольнев, Т. И., 1956: Реакции рыб на свет. Вопросы ихтиологии **6**, 3—20.

(Priwolnew, T. I., 1956: Die Reaktionen der Fische auf das Licht. Woprosy ichtiologii **6**, 3—20.)

Steven, D. M., 1955: Experiments on the light sense of the hed Myxine glutinosa L. J. Exper. Biol. **32**, 22—38.

Ulliott, P., 1936: The behaviour of Dendrocoelum lacteum. X.: Responses at light-and-dark boundaries. XI.: Responses in non-directional gradients. J. Exper. Biol. **13**, 253—278.

Woodhead, P. M. J., and Woodhead, A. D., 1955: Reactions of herring larvae to light. A mechanism of vertical migration. Nature **176**, 349—350.

Prof. Dr. Victor S. Ivlev
Biologische Station der Akademie der Wissenschaften der UdSSR zu Sewastopol (UdSSR)

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	581—654

Joachim Jarke

BEITRAG ZUR KENNTNIS DER FORAMINIFERENFAUNA DER MITTLEREN UND WESTLICHEN BARENTS-SEE

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 582

A. Grundlagen der Untersuchung 582

I. Das Material 582

1. Allgemeine Angaben 582

2. Gesichtspunkte und Möglichkeiten einer Auswertung 582

II. Der Meeresraum: Bodengestalt, Sedimente und Hydrographie 584

1. Morphologie 584

a) Überblick über die Tiefenverhältnisse der mittleren und westlichen Barents-See 584

b) Die Lage der Stationen 586

2. Sedimente 587

a) Überblick über Art und Verbreitung der verschiedenen Bodenarten in der mittleren und westlichen Barents-See 587

b) Die Sedimente auf den Stationen 588

3. Hydrographie 590

a) Überblick über die hydrographischen Verhältnisse der Barents-See . . . 590

b) Temperatur und Salzgehalt im Bodenwasser auf den Stationen 591

B. Der Foraminifereninhalt der Sedimente auf den Stationen 592

I. Die Untersuchungsmethode 592

II. Die benthischen Foraminiferen 592

1. Der Gesamtgehalt 592

2. Die agglutinierenden Foraminiferen 593

III. Die planktischen Foraminiferen 598

IV. Die Gesamtforaminiferenfauna 599

C. Die wichtigeren Foraminiferenarten 601

I. Systematische Übersicht, Vorkommen im Untersuchungsgebiet und Angaben über die weitere Verbreitung im nordatlantischen Raum 601

II. Hauptarten und Foraminiferenvergesellschaftungen 644

Schlußbemerkungen 652

Literaturverzeichnis 652

EINLEITUNG

Größere Teile des nördlichen Nordatlantischen Ozeans waren in den letzten Jahren Gegenstand intensiver hydrographischer und biologischer Untersuchungen durch deutsche Wissenschaftler. Gelegentlich verschiedener Forschungsfahrten des Forschungs- und Vermessungsschiffes „Gauss" des Deutschen Hydrographischen Instituts Hamburg sowie des Fischereiforschungsschiffes „Anton Dohrn" wurden auch Bodenproben entnommen. Die Entnahme erfolgte mit dem Ziel, Material für eine spätere Darstellung der Bodenverhältnisse in den für die deutsche Fischerei besonders wichtigen Gebieten zusammenzutragen. Die Bodenaufnahmen wurden daher vor allem in den etwas flacheren Bereichen des Nordatlantik durchgeführt: in der Umgebung der Shetland-Inseln, auf der Färöer-Island-Schwelle, um Island selbst, sowie in der Danmark-Straße, auf dem ostgrönländischen Schelf und in der Davis-Straße. Die aus diesen Gebieten gesammelten Grundproben wurden sedimentologisch und auf ihren Foraminiferengehalt analysiert. Es liegt daher, wenn man die Nordsee noch hinzunimmt, ein umfangreiches Beobachtungs- und Vergleichsmaterial vor. In dem Rahmen dieser großräumigen Untersuchungen fehlt bis jetzt das Barentsmeer, jenes nordöstliche Randmeer des Nordatlantik, das durch seine große Breite und seine ungewöhnlich großen Wassertiefen eine Sonderstellung unter den Schelfmeeren der Erde einnimmt. Hydrographische Beobachtungen sind im Westteil der Barents-See in den letzten Jahren schon ausgeführt worden. Bodenproben wurden nach dem Krieg noch nicht entnommen. Glücklicherweise konnten wir auf älteres Material zurückgreifen und es in gleicher Weise bearbeiten wie die Aufsammlungen aus den anderen nordatlantischen Gebieten. Die Ergebnisse dieser Bearbeitung werden im folgenden mitgeteilt, ökologische Deutungen versucht und regionale Vergleiche gezogen.

Allen, die mich bei diesen Arbeiten unterstützt haben, gilt mein Dank. Er gilt insbesondere meinem Mitarbeiter, Herrn BRUNO GABEL, der unermüdlich am Binokular saß, zählte, zeichnete und die Vorlagen für die Tafeln entwarf.

A. GRUNDLAGEN DER UNTERSUCHUNG

I. Das Material

1. Allgemeine Angaben

Bearbeitet wurden 27 Grundproben von der Oberfläche des Meeresbodens. 26 dieser Proben stammen aus dem mittleren und westlichen Teil der Barents-See, 1 von einem etwas südlicher, unweit der Nordwestbank gelegenen Punkt vor der norwegischen Küste. 24 der Proben aus dem Barentsmeer hat Herr Dr. E. GOEDECKE im März und April 1938 gesammelt, die restlichen 3 Grundproben brachten 1938 und 1939 die Kapitäne der Handelsschiffe „Stuttgart", „Franken" und „Cordillera" mit. Die von Herrn Dr. GOEDECKE entnommenen Grundproben waren als Ergänzung der Sammlung gedacht, die der 1945 verstorbene Ozeanograph Prof. Dr. BRUNO SCHULZ 1926 und 1927 an Bord des Fischereischutzbootes „Ziethen" und des R. F. D. „Poseidon" zusammengetragen hatte. Das von Prof. SCHULZ gesammelte Material lag im Geologischen Staatsinstitut Hamburg; es ging im letzten Krieg bei dem Brand dieses Instituts verloren. Das von Herrn Dr. GOEDECKE mitgebrachte Ergänzungsmaterial war von der Deutschen Seewarte ausgelagert und blieb erhalten.

2. Gesichtspunkte und Möglichkeiten einer Auswertung

Ökologische Untersuchungen sind eigentlich nur am lebenden Material durchführbar. Das weiß der Makrobiologe seit langem, und er weiß auch, daß er volumengleiche Proben durchmustern und auszählen muß, um statistisch einwandfreie

vergleichbare Grundlagen — etwa für die Beantwortung von Fragen nach der Besiedlungsdichte oder ähnlichem — zu erhalten. Auch denjenigen, die sich mit den Mikrofaunen am Meeresboden beschäftigen, waren diese für eine umfassende Auswertung notwendigen Forderungen bekannt. Nur konnte man ihnen bis vor kurzem nicht nachkommen. Es fehlte an geeigneten Geräten zur Entnahme völlig ungestörter Bodenproben, und es fehlte weiter eine Methode, mit deren Hilfe man lebende und abgestorbene Foraminiferen zuverlässig unterscheiden konnte. Die Schwierigkeiten sind überwunden. Heute kann man ungestörte Proben aus dem Meeresboden herausstanzen und mit Hilfe bestimmter, einfach durchzuführender Färbemethoden an frischem wie konserviertem Material feststellen, welche Arten und wie viele Individuen von jeder Art zur Zeit der Probeentnahme gelebt haben. Diese Methode der Untersuchung wird sich in Zukunft mehr und mehr durchsetzen. Welchen Wert aber besitzen Untersuchungen, die an älterem, noch feuchtem oder auch getrocknetem Material durchgeführt worden sind oder noch durchgeführt werden? Um zu einer sinnvollen Problemstellung zu kommen, muß man sich, bevor man die Arbeit beginnt, mit dieser Frage auseinandersetzen.

Wir haben getrocknetes Material zur Verfügung. Was ist in einer solchen Probe enthalten? Die Reste von Foraminiferen, von denen wir nicht sagen können, welcher Anteil zur Zeit der Probenentnahme gelebt hat. Nicht sinnvoll also wäre es, wenn wir uns an Hand unseres Materials mit Problemen der Besiedlungsdichte beschäftigen wollten. Wir können aber andere Fragen durch Untersuchung getrockneter Proben beantworten. Wir wollen wissen: Aus welchen Arten ist die Fauna, die wir in unseren Sedimenten finden, zusammengesetzt, und sind außer benthischen auch planktische Foraminiferen im Sediment enthalten? Diese Fragestellung ist rein qualitativ; wir können sie ohne weiteres beantworten. Wir können aber auch quantitative Beziehungen untersuchen: etwa die Frage nach den prozentualen Anteilen der benthischen und planktischen Foraminiferen an der Gesamtfauna, die Frage nach dem prozentualen Anteil der agglutinierenden Foraminiferen, bezogen auf die benthische Fauna, oder die Frage, welchen Anteil jede einzelne Art an der Zusammensetzung des benthischen bzw. planktischen Elementes unserer Fauna hat. Auch diese Fragen sind eindeutig allein unter Verwendung unseres Beobachtungsmaterials zu beantworten. Der nächste Schritt wäre der, daß wir uns überlegen, welche der von uns gefundenen Formen autochthon sein können, welche dagegen mit Sicherheit und welche mit einiger Wahrscheinlichkeit allochthon sein werden. Autochthon kann eine Fauna sein, die nur aus den Schalenresten rezenter benthischer Foraminiferen besteht. Sie kann es sein, aber sie braucht es nicht zu sein. Denn es gibt mancherlei Möglichkeiten der „Verfälschung" des Schaleninhaltes eines Sedimentes. Eine benthische Fauna kann in ihrer Gesamtheit umgelagert sein (z. B. die „displaced foraminiferal faunas" am Tiefseeboden). In diesem Fall wäre der ganze Foraminifereninhalt unserer Probe allochthon. Weiter besteht die Möglichkeit, daß unsere Fauna eingeschwemmte rezente oder fossile benthonische Arten enthalten könnte. Die fossilen Einschwemmlinge sind manchmal leicht, manchmal schwer und manchmal überhaupt nicht zu erkennen; die rezenten eingeschwemmten Formen können in den meisten Fällen als solche gar nicht identifiziert werden. Um bei Berücksichtigung dieser Verfälschungsmöglichkeiten eines Faunenbildes zu einer einigermaßen gesicherten Entscheidung in der Frage „autochthoner oder allochthoner Foraminifereninhalt eines Sedimentes" zu kommen, muß man neben der Faunenzusammensetzung die morphologischen, sedimentologischen und hydrographischen Verhältnisse mit berücksichtigen. In tieferem Wasser, in dem der

Boden stärkerer aufwühlender Wellentätigkeit nicht mehr ausgesetzt ist, und in Gebieten, in welchen außerdem nur schwache Gezeitenströme auftreten und auch kein dichtebedingter intensiver Wasseraustausch stärkere Bodenströmungen zur Folge hat, ist die Wahrscheinlichkeit groß dafür, daß die im Sediment gefundenen Schalen rezenter benthischer Foraminiferen auch tatsächlich am Ort der Probenentnahme gelebt haben. Wie sich zeigen wird, sind diese Bedingungen bei dem größten Teil der uns zur Verfügung stehenden Proben aus der Barents-See wahrscheinlich erfüllt (s. S. 590).

Mit dem Versuch, die eben erörterten und als sinnvoll erscheinenden qualitativen und quantitativen Fragen zu beantworten, ist unsere Aufgabe im wesentlichen gestellt. Sie erfordert als Grundlage eine kurze Darlegung der allgemeinen morphologischen, sedimentologischen und hydrographischen Verhältnisse im Barentsmeer sowie spezielle Angaben für die einzelnen Stationen. Weiter gibt unser Material die Möglichkeit, die auf den einzelnen Stationen gefundenen Faunen zueinander in Beziehung zu setzen, die Hauptformen für gewisse Gebiete herauszustellen, bestimmte Stationen zu größeren Einheiten zusammenzufassen und einige Möglichkeiten für die ökologischen Ursachen der qualitativen und quantitativen Unterschiede in den Faunen der verschiedenen Gebiete zu erörtern. Wesentlich erschien uns noch eine andere Aufgabe: die Verbreitung einer Anzahl der in unseren Proben gefundenen benthischen Foraminiferenarten in den übrigen nordatlantischen Bereichen an Hand der Literatur und eigener bisher noch unveröffentlichter Aufnahmen zu verfolgen. Diesem regionalen Teil wurde besonders breiter Raum gewidmet.

II. Der Meeresraum: Bodengestalt, Sedimente und Hydrographie

1. Morphologie

Die Grenzen der Barents-See bilden im Norden die Inselgruppen Spitzbergen und Franz-Josef-Land, im Osten Nowaja Semlja und die Insel Waigatsch, im Süden die Großlandküste, die Timan-Küste, die Halbinseln Kanin und Kola sowie die Küsten Finnmarkens. Im Westen liegt die Grenze am Kontinentalabfall zwischen 15 und 17° ö. L. Hier an der Grenze zum Europäischen Nordmeer hat die Barents-See ihre breiteste Verbindung zum Ozean. Nicht so ausgedehnte Verbindungen bestehen zum Nordpolarmeer zwischen Spitzbergen und Franz-Josef-Land sowie zwischen Franz-Josef-Land und Nowaja Semlja. Im Südosten führen schmale Meeresstraßen, die Jugor-Straße und die Karische Straße, zwischen dem Festland und der Insel Waigatsch bzw. zwischen der Insel Waigatsch und Nowaja Semlja in die Kara-See. Im Süden vermittelt der Gorlo den Zugang zum Weißen Meer. Das Barentsmeer ist innerhalb der eben gekennzeichneten Grenzen mehr als doppelt so groß wie die Nordsee. Der wichtigste einmündende Fluß ist die Petschora.

a) Überblick über die Tiefenverhältnisse der mittleren und westlichen Barents-See

Die Barents-See ist ein Schelfmeer, obwohl ihre Tiefen in ausgedehnten Teilen größer als 200 m sind. Die morphologische Gliederung dieses Meeres ist durch folgende Hauptzüge gekennzeichnet (Abb. 1): eine breite, vom Schelfrand her bis etwa 30° ö. L. sich hinziehende Mulde mit Tiefen von weithin über 400 m, zwischen 20 und 21° E sogar über 500 m, die sogenannte Bären-Insel-Senke (der Bear Island Channel NANSENS) oder Barents-Senke (Bezeichnung in den See-

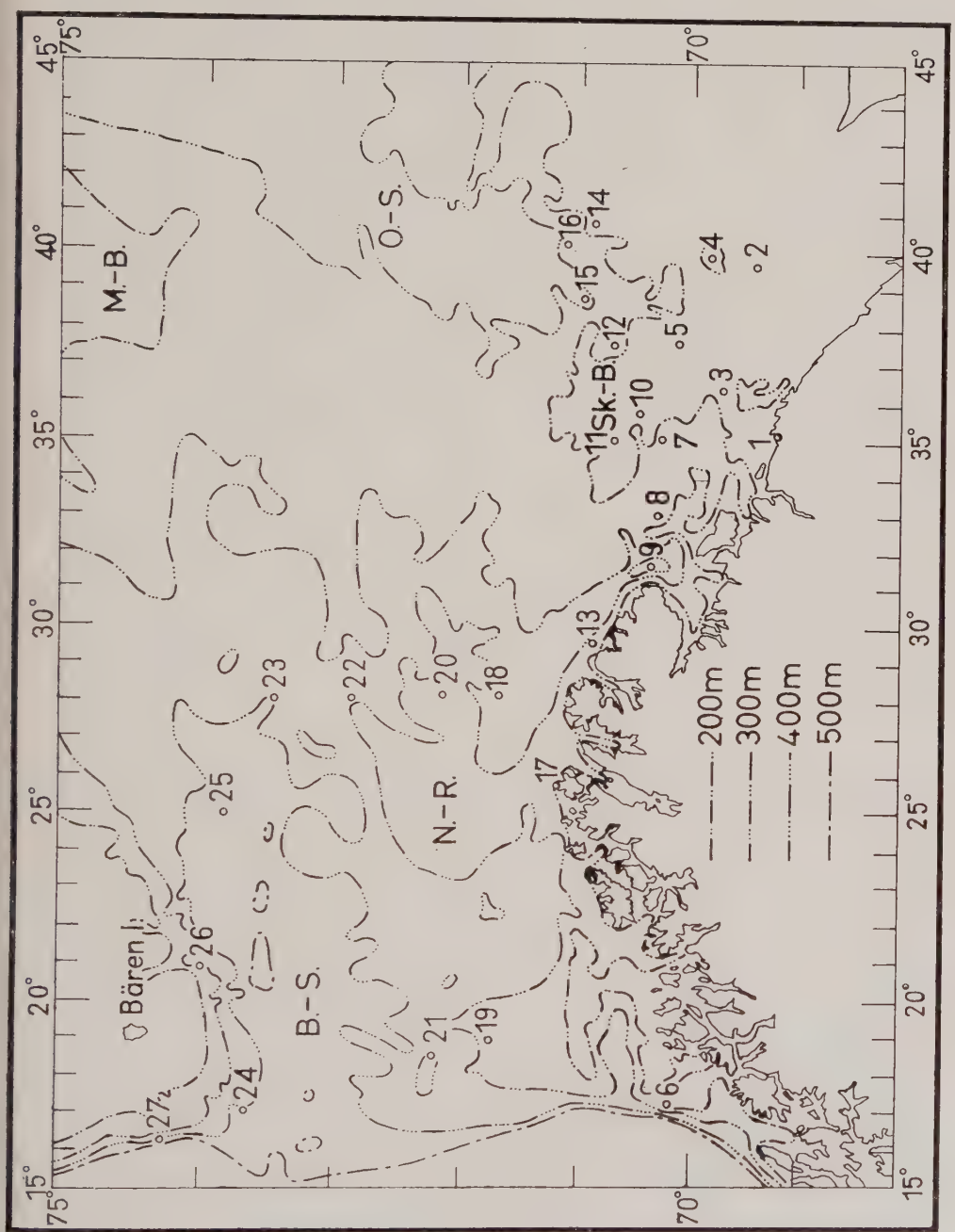


Abb. 1. Lage der Stationen und Tiefenverhältnisse.

karten). Sie findet nach Osten hin ihren Abschluß durch die von der Skolpenbank über die Mittelbank zur Nordbank hin verlaufende Mittelschwelle. Die Wassertiefen liegen auf dieser Schwelle zwischen 200 und 300 m, auf den Bänken unter 200 m. Östlich der Mittelschwelle sinkt der Meeresboden wieder zu Tiefen von mehr als 300 m ab. Hier liegt die Ostsenke, ein sich in nord-südlicher Richtung erstreckendes zentrales Becken der östlichen Barents-See. Die Ostsenke geht in die Nowaja Semlja vorgelagerten Flachwassergebiete allmählich über, während sie im Süden gegen den der Kola-Halbinsel vorgelagerten, weniger als 200 m tiefen Bereich scharf abgegrenzt ist. Das östliche Barentsmeer hat etwa auf halbem Wege zwischen Franz-Josef-Land und Nowaja Semlja eine mehr als 300 m tiefe Verbindung zum Nordpolarmeer, die für den Wasseraustausch zwischen beiden Meeren und für die hydrographischen Verhältnisse im Ostteil unseres Untersuchungsgebietes von Bedeutung ist (s. S. 590). Nördlich der Bären-Insel-Senke sowie im Südosten der Barents-See liegen in Gestalt der Spitzbergen-Bank und des Raumes zwischen Kola-Halbinsel und Nowaja Semlja ausgedehnte Flachwassergebiete mit Tiefen von weniger als 200 m. Vor der Halbinsel Kanin und der Insel Kolgujew springt die 100-m-Isobathe weit nach Norden vor. Vor der nordnorwegischen Küste wechseln die Wassertiefen auf engem Raum oft sehr stark. Neben Flachwassergebieten liegen unweit der Küste Eintiefungen, wie z. B. die Vardö-Rinne, die 400 m weit überschreiten können. Morphologisch hervortretend ist in diesem Abschnitt vor allem der Nordkaprücken, der mit Tiefen von weniger als 300 m als mehr oder minder breite Zunge zwischen 25 und 29° E fast bis 73° n. Br. in die Barents-See hineinreicht. Ein weiteres Plateau unweit des Schelfrandes liegt zwischen 71 und 72° N und etwa 18 und 20° E; auch hier ist das Wasser weniger als 300 m tief. Das Kleinrelief der Barents-See ist sehr unruhig. Kessel mit Wassertiefen von 300 m und mehr wechseln mit kleineren Erhebungen ab. Besonders ausgeprägt sind diese Verhältnisse auf der Spitzbergen-Bank sowie in den Flachwassergebieten im Süden (L. B. Ruchin 1958, S. 702).

b) Die Lage der Stationen

Die Lage der Stationen ist aus Abb. 1 ersichtlich. Tabelle 1 enthält außer den geographischen Koordinaten die Wassertiefen am Ort der Probenentnahme. Wie die Tabelle zeigt, liegen nur die besonders küstennahen Stationen 1 und 17 in Tiefen unter 100 m. Die Proben von allen übrigen Stationen stammen aus größeren Wassertiefen (120—480 m). Die Mehrzahl der Stationen läßt sich bestimmten morphologischen Einheiten zuordnen. Zum Bereich der Skolpenbank gehören die Stationen 2, 3, 4, 5, 7, 10, 11 und 12. Bis auf die Stationen 7 und 12, die ein wenig außerhalb der 200-m-Isobathe gelegen sind, betragen die Wassertiefen bei den Stationen dieses Bezirks überall weniger als 200 m. Ebenfalls aus dem Flachwasserbereich stammt die östlich der Skolpenbank gewonnene Grundprobe von Station 14. Am Abfall zur Ostsenke liegt Station 16, in der Ostsenke selbst Station 15 mit einer Tiefe von über 300 m. Die etwa auf 28° E gelegenen Stationen 18, 20 und 22 gehören dem Nordkaprücken an. Station 20 mit 280 m Tiefe liegt auf dem äußeren Teil dieses Plateaus, die Stationen 18 und 22 mit 380 und 350 m Tiefe liegen am Rand dieser Erhebung. Die Probe von Station 19 stammt von dem gleichfalls weniger als 300 m tiefen Plateau unweit des Südwestrandes der Barents-See. Der Bären-Insel-Senke gehören die über 400 m tiefen Stationen 23, 24 und 25 an. Am Südhang der Spitzbergen-Bank wurde die Probe von Station 26 gewonnen, am Abfall zum Europäischen Nordmeer die Probe von Station 27. Kleineren

Tabelle 1. Stationsliste

Nr.	N	O	Tiefe m	Schiffe	Datum
1	69°12,5′	35°10′	92	„Cordillera“	8. 12. 39
2	69°26′	39°40′	120	„Heinrich Baumgarten“	23. 3. 38
3	69°43′	36°18′	170	„Heinrich Baumgarten“	23. 3. 38
4	69°50′	39°54,5′	200	„Heinrich Baumgarten“	24. 3. 38
5	70°09′	37°28′	165	„Heinrich Baumgarten“	23. 3. 38
6	70°10′	17°10′	160	„Franken“	23. 3. 39
7	70°17′	34°58′	220	„Heinrich Baumgarten“	22. 3. 38
8	70°19′	32°59′	240	„Heinrich Baumgarten“	22. 3. 38
9	70°22,5′	31°41′	480	„Heinrich Baumgarten“	22. 3. 38
10	70°29,5′	35°45′	190	„Heinrich Baumgarten“	25. 3. 38
11	70°43′	34°58′	160	„Heinrich Baumgarten“	25. 3. 38
12	70°43′	37°27,5′	210	„Heinrich Baumgarten“	25. 3. 38
13	70°54′	29°31′	280	„Heinrich Baumgarten“	21. 3. 38
14	70°56,5′	40°40′	145	„Heinrich Baumgarten“	24. 3. 38
15	70°59,5′	38°43′	320	„Heinrich Baumgarten“	25. 3. 38
16	71°10′	40°10,5′	270	„Heinrich Baumgarten“	24. 3. 38
17	71°11′	25°46′	58	„Stuttgart“	10. 7. 38
18	71°40′	28°08′	380	„Heinrich Baumgarten“	16. 4. 38
19	71°45′	18°55′	275	„Heinrich Baumgarten“	21. 4. 38
20	72°09′	28°07′	280	„Heinrich Baumgarten“	17. 4. 38
21	72°13′	18°30′	405	„Heinrich Baumgarten“	20. 4. 38
22	72°53′	28°03′	350	„Heinrich Baumgarten“	17. 4. 38
23	73°29′	28°02′	400	„Heinrich Baumgarten“	17. 4. 38
24	73°40′	17°02′	425	„Heinrich Baumgarten“	20. 4. 38
25	73°50′	24°52′	450	„Heinrich Baumgarten“	18. 4. 38
26	73°58′	20°41′	260	„Heinrich Baumgarten“	18. 4. 38
27	74°15′	16°20′	410	„Heinrich Baumgarten“	19. 4. 38

isolierten Einsenkungen wurden schließlich die Proben der Stationen 21 und 9 entnommen. Die Probe von Station 9 aus der Vardö-Rinne (480 m) stellt die tiefste uns zur Verfügung stehende Grundprobe aus dem Barentsmeer dar.

2. Sedimente

a) Überblick über Art und Verbreitung der verschiedenen Bodenarten in der mittleren und westlichen Barents-See

Unsere Kenntnis der Bodenverhältnisse im Barentsmeer beruht vor allem auf den Ergebnissen sowjetischer Forscher und hier insbesondere auf den Arbeiten von M. V. Klenova (1931, 1932, 1940). Zusammenfassende Darstellungen finden sich bei O. Pratje (1949, S. 21/22) und L. B. Ruchin (1958, S. 705/706).

In der Barents-See nehmen feinkörnige Ablagerungen von schluffig-sandigem Charakter (Schlicke und Schlamme) mit einem Gehalt von 10% bis 30% an Teilchen $< 10\,\mu$ etwa 65% der gesamten Bodenfläche ein. Tonige Absätze mit mehr als 50% an Teilchen $< 10\,\mu$ bedecken nur knapp 1% der Gesamtfläche. Sande kommen vor allem südlich von etwa 72° N vor. Hier zieht sich zwischen 40° und 50° Ostlänge ein größeres Sandgebiet in Richtung auf Nowaja Semlja hin. Besonders ausgedehnte Sandflächen finden sich südlich von 70° N. Sie bedecken den Raum zwischen der Kola-Halbinsel und der Halbinsel Kanin und reichen weiter über die Insel Kolgujew bis zur Insel Waigatsch und bis zur Karischen

Straße. Einzelne Schlick- und Steinvorkommen sind den Sandflächen eingeschaltet. Insbesondere vor der Samojedenküste liegen in dem Sandgebiet gestaffelt angeordnete streifenförmige Steinvorkommen. Sie stellen vermutlich Rückzugsstadien des Inlandeises dar. Kleinere geschlossene Sand- und Steingebiete liegen auch vor der nordnorwegischen Küste. Aber nicht nur in Küstennähe oder in den großen Sandflächen treten grobe Sande, Kies und Steine auf, sondern auch in Gebieten mit feinkörnigen Absätzen, teils als Beimengungen, teils als selbständige Einschaltungen. Sie häufen sich vor der Küste Lapplands und der Halbinsel Kola sowie im Nordteil der Bären-Insel-Senke und in der Randzone des Spitzbergen-Schelfes.

Der Kalkgehalt der Sedimente in der Barents-See ist im allgemeinen nur gering (< 1 bis 2%), der Gehalt an organischem Kohlenstoff liegt zwischen Werten von $< 0{,}5\%$ und etwa 3% (L. B. RUCHIN 1958, S. 706, Abb. 277 und 278).

Die Sedimentationsgeschwindigkeit ist in der Barents-See sehr klein. Sie beträgt nach L. B. RUCHIN (1958, S. 713) 0,05 mm/Jahr.

b) Die Sedimente auf den Stationen

Die für unseren Zweck wichtigen Ergebnisse der sedimentpetrographischen Untersuchungen der Bodenproben sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Wie die Tabelle zeigt, haben die Sedimente auf den meisten Stationen ein breites Korngrößenspektrum, das von Ton über Schluff, Mehlsand, Fein-, Mittel- und Grobsand bis zu Kies und Steinen reicht. Sie sind also schlecht sortiert. Der Mehlsand- und Schluffanteil ist auf den meisten Stationen groß. Hohe Tonanteile mit 31 bzw. 46% weisen nur die Stationen 14 und 21 auf. Station 17 in 58 m Tiefe enthält das einzige sandig-kiesige Sediment der vorliegenden Sammlung.

Die Kalkgehalte (Abb. 2) liegen meist unter 10%. Höhere Kalkgehalte sind in der Regel an grobkörnige küstennahe Sedimente geknüpft. Station 17, unmittelbar vor dem Nordkap gelegen, hat mit 22,5% den höchsten Kalkgehalt von allen Proben. Die hohen Kalkgehalte sind in der Regel auf reichliche Beimengung von feinem Schill zurückzuführen. Verhältnismäßig groß sind auch die Kalkgehalte der Stationen am Südrand der Spitzbergen-Bank. Sie werden sich — insbesondere gilt das für die Station 26 — auf die hohen Foraminiferengehalte zurückführen lassen.

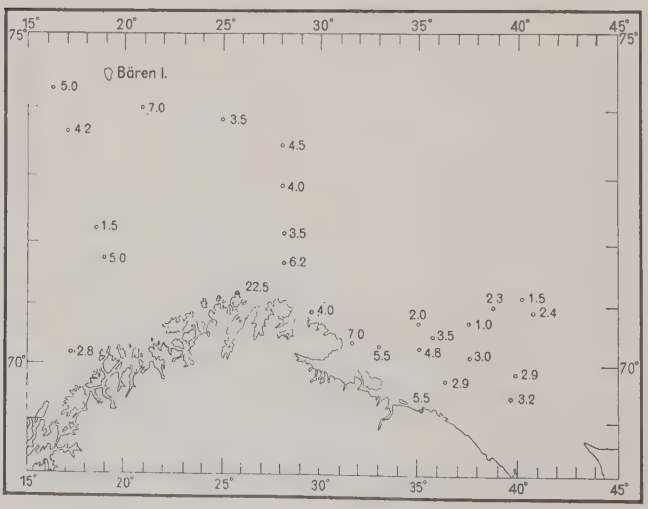


Abb. 2. $CaCO_3$-Gehalt der Sedimente in Prozent.

Tabelle 2. Angaben zur Sedimentpetrographie. Korngrößenverteilung (in %), Medianwert (Md in μ), Sortierung (So nach P. D. Trask) und Kalkgehalt (in %)

Stations-Nr.	Tiefe m	$<1{,}95\,\mu$ %	$-3{,}9\,\mu$ %	$-7{,}8\,\mu$ %	$-15{,}6\,\mu$ %	$-31{,}2\,\mu$ %	$-62{,}5\,\mu$ %	$-125\,\mu$ %	$-250\,\mu$ %	$-500\,\mu$ %	$-1000\,\mu$ %	$-2000\,\mu$ %	$>2000\,\mu$ %	Md μ	So	$CaCO_3$ %
1	92		1,5	+	+	5,3	15,7	47,0	17,0	7,0	4,2	2,3		94	1,56	5,5
2	120		4,2	8,4	5,9	9,8	31,0	28,5	4,7	1,5	1,6	1,3	3,1	52	1,93	3,2
3	170		2,9	20,0	4,5	8,2	19,3	29,7	10,6	4,0	0,8			54	3,03	2,9
4	200		5,2	2,4	3,0	6,6	23,9	42,7	12,3	3,3	0,4	0,2		73	1,68	2,9
5	165	3,9	9,7	8,0	4,0	11,4	19,0	25,0	12,9	3,2	0,9	1,2	0,9	52	2,86	4,0
6	160	0,6	0,8	4,2	20,5	13,8	10,2	8,0	10,5	7,1	8,8	8,9	6,6	62	5,77	2,8
7	220		3,1	65,1	7,2	9,1	3,9	8,8	2,2	0,6				6	1,73	4,9
8	240	3,0	6,9	16,7	6,8	12,9	15,6	17,1	8,7	5,1	2,3	3,1	1,7	38	3,97	5,5
9	480	0,6	0,6	4,2	9,5	8,9	14,3	48,7	5,2	0,9	0,9	2,9	4,2	67	1,76	7,0
10	190	2,4	5,7	36,8	7,7	17,7	9,0	15,4	4,6	0,4	0,2	0,1		11	2,46	3,5
11	160	3,8	5,1	28,3	8,9	12,8	6,1	16,3	7,1	9,7	0,7	0,5	0,7	20	4,12	2,0
12	210	5,1	5,2	8,0	6,7	31,3	14,9	18,5	6,2	1,9	1,0	0,9	0,3	27	2,27	1,0
13	280	0,6	0,4	13,6	10,4	7,0	6,6	16,4	7,5	4,3	3,5	6,8	22,9	105	10,00	4,0
14	145	31,0	7,0	4,0	3,1	2,7	1,1	5,1	38,0	5,8	1,0	1,2		70	13,00	2,4
15	320	5,8	7,5	32,7	4,5	8,5	6,7	25,6	7,8	0,8	0,1			17	4,07	2,3
16	270	3,6	10,5	11,0	4,2	6,4	3,4	9,2	46,4	4,4	0,6	0,3		130	5,20	1,5
17	58	0,6	0,2	2,1	1,3	4,6	18,7	13,3	18,1	6,8	4,8	7,1	22,4	175	5,14	22,5
18	380	0,7	0,7	4,4	5,5	6,7	19,4	48,5	14,1					75	1,61	6,2
19	275	1,8	4,4	22,0	6,8	24,7	9,8	16,8	7,5	1,9	1,2	0,8	2,3	23	3,27	5,0
20	280	0,7	0,3	4,8	1,1	12,3	11,6	37,1	18,0	2,0	0,9	1,1	10,1	90	1,91	3,5
21	405	46,4	11,1	8,9	6,7	8,5	5,4	7,1	3,1	1,1	0,6	1,1		3	4,37	1,5
22	350	2,8	6,2	30,3	7,8	14,8	14,3	15,5	5,0	1,2	0,8	1,0	0,3	18	3,10	4,0
23	400	5,8	6,2	19,1	7,0	12,5	8,9	18,2	7,4	1,5	0,8	1,3	11,3	31	4,38	4,5
24	425	2,8	8,4	10,8	6,4	12,9	19,0	23,6	10,5	3,1	1,0	1,1	0,4	42	3,08	4,3
25	450	0,7	1,0	13,6	8,6	14,6	19,9	27,7	13,2	0,7				47	2,26	3,5
26	260	2,2	1,7	5,2	9,6	5,5	18,3	12,7	14,0	6,8	5,0	3,1	15,9	52	3,69	7,0
27	410	2,4	0,3	8,7	5,3	4,3	3,8	44,5	18,7	4,7	2,7	2,9	1,7	95	1,60	5,0

Auf den Stationen 16 und 20 führten wir an den Sedimenten C- und N-Bestimmungen durch. Wir fanden auf Station 16 für C 0,577% (= 1,0% Humus) und für N 0,060%, auf Station 20 für C 0,384% (= 0,7% Humus) und für N 0,042%.

3. Hydrographie

a) Überblick über die hydrographischen Verhältnisse der Barents-See

Auf Grund der hydrographischen Untersuchungen von B. SCHULZ (in: B. SCHULZ und A. WULFF 1927 und 1929) und E. GOEDECKE (1940) lassen sich in der Barents-See folgende Hauptwasserarten unterscheiden:

1. Küstenwasser vor Nordnorwegen und der Halbinsel Kola: Relativ salzarm ($S \leq 34{,}6‰$), t wechselnd, im August vor der norwegischen Küste $+10°$ bis $+11°$ C, vor der Halbinsel Kola noch $+10°$ C, im Winter vergleichsweise kalt.

2. Atlantisches Wasser: $S \leqq 35{,}0‰$, t im August $+10°$ bis $+8°$ C. Diese in der mittleren und westlichen Barents-See verbreitete Wasserart dringt an der Oberfläche vorwiegend im Bereich der Bären-Insel-Senke in einzelnen schmalen Zungen nach Osten bis etwa zur Mittelschwelle hin vor. In der Tiefe hat das atlantische Wasser, wie die Schnitte bei B. SCHULZ (1929, Tafel V) zeigen, eine viel größere Ausdehnung und ist in Bodennähe im ganzen Südteil der westlichen Barents-See bis unmittelbar vor die Küste Finnmarkens nachzuweisen. Auf seinem Weg nach Osten kühlt sich das atlantische Wasser allmählich ab.

3. Ostwasser: Wasser der östlichen Barents-See, das vor allem im Bodenwasser der Ostsenke noch relativ hohe Salzgehalte ($\sim 34{,}9‰$), aber sehr niedrige, meist negative Temperaturen aufweist. Dieses salzreiche kalte Tiefenwasser stammt aus dem Nordpolarbecken. Es dringt vor allem durch die tiefe Rinne zwischen Franz-Josef-Land und Nowaja Semlja in das östliche Barentsmeer ein.

4. Schmelzwasser: Das Hauptentstehungsgebiet dieser relativ salzarmen ($S = 34{,}3—34{,}5‰$) und sehr kalten Wasserart liegt auf dem Südostteil der Spitzbergen-Bank. Seine Grenze verschiebt sich mit der Eisgrenze. Dort, wo dies eiskalte Wasser an das atlantische Wasser grenzt, liegt die ozeanische Polarfront. Hier ist das Gebiet stärkster Temperatur- und Salzgehaltsgradienten.

In den Grenzbereichen dieser verschiedenen Wasserarten tritt Vermischung ein. Das Vermischungsgebiet zwischen dem atlantischen Wasser und dem Ostwasser liegt auf der Mittelschwelle. Fingerförmig greifen hier diese beiden Wasserarten an der Oberfläche ineinander. Im Südosten unseres Untersuchungsgebietes greift Ostwasser unter geringfügiger Erwärmung auch auf die etwas flacheren Gebiete über. Es ist durch seinen Salzgehalt von $\sim 34{,}9‰$ leicht von dem salzärmeren Küstenwasser zu unterscheiden. In der Polarfrontzone mischen sich Schmelzwasser und atlantisches Wasser. Dieser Vorgang ist unmittelbar vor der Treibeisgrenze am intensivsten und vollzieht sich unter stärkerer Verwirbelung.

Die Strömungen in der Barents-See sind im wesentlichen mit den großräumigen Bewegungen der verschiedenen Wasserkörper verknüpft. Alle diese Bewegungen gehen im allgemeinen nur sehr langsam vor sich, so daß — insbesondere im Bodenwasser — nur ganz geringe Stromgeschwindigkeiten auftreten (W. HANSEN 1936). In unmittelbarer Küstennähe, in Fjordeingängen oder engen Meeresstraßen können sich unter Einwirkung des Windes und der Gezeiten kräftigere Strömungen entwickeln. Zur offenen See hin nimmt die Amplitude der Gezeitenwelle rasch ab (Oberkommando der Kriegsmarine 1940, S. 71, Fig. 26). Die Gezeitenströme sind hier ohne Bedeutung.

b) Temperatur und Salzgehalt im Bodenwasser auf den Stationen

In Tabelle 3 sind die Temperaturen und Salzgehalte im Bodenwasser für die 24 Stationen zusammengestellt, auf denen Dr. GOEDECKE Grundproben gesammelt und hydrographische Serienmessungen durchgeführt hat[1]). Ergänzt man durch Extrapolation in der Nähe gelegener Meßreihen von B. SCHULZ (in: B. SCHULZ und A. WULFF 1929, S. 284 und 299) die Salzgehalte und Temperaturen für die drei Stationen, von denen keine in-situ-Messungen vorliegen, so kommt man zu folgenden, sich gut in das allgemeine Bild der Salzgehalts- und Temperaturverteilung einfügenden Werten:

Station 1: S = 34,98‰ t = +2,78° C,
Station 6: S = 35,18‰ t = +6,51° C,
Station 17: S = 35,03‰ t = +4,12° C.

Tabelle 3. Salzgehalt (S ‰) und Temperatur (t°C) im Bodenwasser (nach in-situ-Messungen von Dr. E. GOEDECKE)

Stations-Nr.	Wassertiefe m	Datum	Meßtiefe m	S ‰	t °C
1	92	8. 12. 39	—	—	—
2	120	23. 3. 38	115	34,70	2,84
3	170	23. 3. 38	162	34,52	2,73
4	200	24. 3. 38	188	34,98	3,44
5	165	23. 3. 38	160	34,97	3,59
6	160	23. 3. 39	—	—	—
7	220	22. 3. 38	202	34,68	3,25
8	240	22. 3. 38	235	34,55	3,62
9	480	22. 3. 38	480	34,97	5,13
10	190	25. 3. 38	183	35,00	3,62
11	160	25. 3. 38	154	34,97	3,74
12	210	25. 3. 38	202	35,03	2,12
13	280	21. 3. 38	258	34,78	4,72
14	145	24. 3. 38	135	34,93	3,25
15	320	25. 3. 38	294	34,97	0,29
16	270	24. 3. 38	250	34,97	−0,25
17	58	10. 7. 38	—	—	—
18	380	16. 4. 38	375	35,06	4,13
19	275	21. 4. 38	254	35,12	5,44
20	280	17. 4. 38	270	35,09	3,93
21	405	20. 4. 38	339	35,16	5,21
22	350	17. 4. 38	320	35,08	3,55
23	400	17. 4. 38	350	35,01	2,69
24	425	20. 4. 38	388	35,10	3,80
25	450	18. 4. 38	430	35,08	3,09
26	260	18. 4. 38	255	35,07	3,15
27	410	19. 4. 38	405	35,08	3,48

[1]) Herr Dr. GOEDECKE war so liebenswürdig, mir die Veröffentlichung der bisher noch nicht publizierten Meßwerte für das Bodenwasser zu gestatten, wofür ich ihm meinen besten Dank aussprechen möchte.

Im morphologischen Teil (s. S. 586) wurde gezeigt, daß die Mehrzahl der Stationen bestimmten dort ausgeschiedenen morphologischen Großformen angehört. In ähnlicher Weise lassen sich unsere Stationen den im vorigen Abschnitt beschriebenen großräumigen Wasserkörpern zuordnen. Zum Bereich des atlantischen Wassers gehören auf Grund ihres hohen Salzgehaltes die Stationen 6, 19, 21, 24, 27, 26, 25, 18, 20, 22 und 23. Die Salzgehalte nehmen von Süden nach Norden und von Westen nach Osten nur allmählich um einige hundertstel Promille ab; viel stärker ist die Temperaturabnahme. In dem Temperaturabfall zum Südrand der Spitzbergen-Bank und in Richtung auf die Mittelschwelle kommt der Einfluß der beiden kalten Wasserkörper, des Schmelzwassers und des Ostwassers, sinnfällig zum Ausdruck. Dem Bereich des atlantischen Wassers gehört auch noch die in der Vardö-Rinne gelegene Station 9 an. Eine geringfügige Beimengung von Küstenwasser mag hier den Salzgehalt etwas unter die $35\,^0/_{00}$-Grenze gedrückt haben. Die Stationen 15 und 16 sowie 4, 5, 10, 11, 12 und 14 liegen im Bereich des Ostwassers. Die Stationen 1, 2, 3, 7, 8, 13 und 17 gehören der Zone des Küstenwassers an.

B. DER FORAMINIFERENINHALT DER SEDIMENTE AUF DEN STATIONEN

I. Die Untersuchungsmethode

Entsprechend der in Abschnitt A. I. 2 (s. S. 583) formulierten Aufgabenstellung soll der Foraminiferengehalt der Sedimente in qualitativer und quantitativer Hinsicht ausgewertet werden. Es gilt also zunächst einmal, die Foraminiferen möglichst vollständig vom Sediment zu trennen. Zu diesem Zweck wurden die Proben in einem Sieb von 62,5 μ Maschenweite ausgewaschen. Das im Sieb verbleibende Restgut wurde getrocknet, mit CCl_4 übergossen und die aufschwimmenden Foraminiferen abfiltriert sowie der Bodensatz auf bestimmbare Formen durchmustert. Je nach der zu erwartenden Foraminiferenmenge gingen wir von einer größeren oder kleineren Sedimentmenge (1 bis 200 g) aus. Um statistisch einwandfreie, vergleichbare Werte zu erhalten, strebten wir an, von jeder Probe mindestens etwa 200 Foraminiferen auszuzählen. Das war in den meisten Fällen möglich. Auf den Stationen 2, 7, 10, 11, 12 und 20 stand nicht genügend Material zur Verfügung. Hier mußten wir uns damit begnügen, nur 110 bis 150 Foraminiferen auszuzählen. Soweit es sich nicht um die prozentualen Anteile der einzelnen Arten oder Untergruppen (benthische, agglutinierende, planktische Foraminiferen) handelte, wurden alle Zahlenangaben auf 1 g getrocknetes Sediment bezogen.

Die Ergebnisse der Auszählung sind in Tabelle 4 sowie in Abb. 4 bis 9 und 12 bis 26 niedergelegt.

II. Die benthischen Foraminiferen

1. Der Gesamtgehalt

Wie aus der Foraminiferenliste (Tabelle 4) zu ersehen ist, fanden wir auf den 27 Stationen des Barentsmeeres insgesamt 139 verschiedene Arten benthischer Foraminiferen. Die Gesamtanzahl benthischer Foraminiferen, welche in 1 g getrockneten Sedimentes enthalten ist, kann für jede Station aus Abb. 3 entnommen werden. Wir bezeichnen sie im folgenden kurz mit F_B.

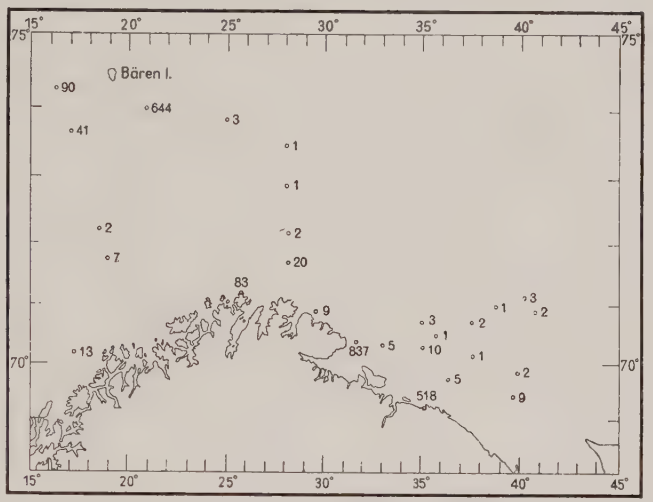


Abb. 3. Benthische Foraminiferen: Anzahl in 1 g Sediment.

F_B schwankt auf den verschiedenen Stationen in weiten Grenzen (zwischen 1 und 837); doch lehrt die Betrachtung von Abb. 3, daß die F_B-Werte eine charakteristische Verteilung aufweisen. Stationen mit großer F_B-Zahl (> 40) liegen einerseits unmittelbar vor der Kola-Halbinsel (Station 1) bzw. vor der nordnorwegischen Küste (Stationen 9 und 17), andererseits im Bereich des Südwest- und Südrandes der Spitzbergen-Bank (Stationen 26, 27 und 24); extrem große F_B-Zahlen (> 500) haben die Stationen 1, 9 und 26. Verhältnismäßig hoch ist auch die F_B-Zahl (20) auf der in der südlichen Randregion des Nordkaprückens gelegenen Station 18. In allen übrigen Gebieten — in dem östlichen Teil der Bären-Insel-Senke (Stationen 22, 23 und 25), auf dem Randplateau im Südwesten (Station 19) sowie in der diesem nördlich vorgelagerten über 400 m tiefen Einsenkung (Station 21), auf dem äußeren Teil des Nordkaprückens (Station 20), in der Ostsenke (Station 15) und ihrem südlichen Randgebiet (Station 16), im Bereich der Skolpenbank (Stationen 2, 3, 4, 5, 7, 10, 11 und 12) und ihrer Umgebung (Stationen 8 und 14) — sind nur wenige benthische Foraminiferen in den Sedimenten enthalten. Die F_B-Werte liegen in den meisten Fällen unter 5, nur auf einigen wenigen Stationen zwischen 5 und 10.

2. Die agglutinierenden Foraminiferen

In Abb. 4 ist die Anzahl der aggglutinierenden Foraminiferen bezogen auf 1 g getrockneten Sedimentes (im folgenden kurz F_A genannt) für jede Station eingetragen. Hohe F_A-Zahlen (> 3) finden sich nur auf den Stationen 9, 1, 2, 26 und 4. Wie das Kärtchen (Abb. 4) weiter zeigt, sind im Südostteil unseres Untersuchungsgebietes auf sämtlichen Stationen agglutinierende Foraminiferen vorhanden, wenn auch nur in geringer Menge ($F_A = 0{,}1$ bis 2). Im Westen der Barents-See sind dagegen auf 8 der Stationen die F_A-Zahlen 0, auf den restlichen 4 Stationen liegen sie zwischen +[1]) und 0,3. Hier sind also, wenn man von der schon angeführten Station 26 absieht, in den Sedimenten weniger agglutinierende Foraminiferen vorhanden.

[1]) Das Zeichen + bedeutet hier und im folgenden Anzahl oder Prozentanteil 0,1.

Tabelle 4. Foraminiferenverzeichnis

Stations-Nr.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Tiefe in m:	92	120	170	200	165	160	220	240	480	190	160	210	280	145	320	270	58	380	275	280	405	350	400	425	450	260	410
Planktische Foraminiferen:																											
Anzahl pro Gramm Sediment:	0	+	+	+	0	1	+	+	63	0	+	+	+	+	3	1	+	4	7	+	2	+	+	22	2	34	5
Pullenia sphaeroides									8				10					17		8	16	20		2		10	
Globigerina bulloides						4																10	7			30	
Globigerina eggeri				30												20							24				
Globigerinoides pachyderma		100	100	40		96		100	92		100	100	90	100	100	76	100	83	100	67	84	60	69	95	100	60	100
Globigerina dutertrei				30												4						10					
Orbulina universa																				25				3			
Benthische Foraminiferen:																											
Anzahl pro Gramm Sediment:	518	9	5	2	1	13	10	5	837	1	3	2	9	2	1	3	83	20	7	2	2	1	1	41	3	644	90
Astrorhiza crassatina							3							1													
Rhabdammina abyssorum					hfg						hfg	hfg															
Rhizammina algaeformis																						3					
Rhizammina indivisa											+					+						5					
Bathysiphon argenteus										3												1	3				
Psammosphaera fusca											1					+						3					
Pilalla exigua								+	+	3			1	+		1								+	2		
Proteonina fusiformis	<1		5																								
Proteonina difflugiformis					1					+					2							6					
Proteonina atlantica									+	2	1																
Marsupulina schultzei						1			2				+							13	11						
Thurammina sphaerica		59	48	49	58		7	2	+	28	48	74		61	29	20						3					
Hyperammina friabilis					+																						
Reophax subfusiformis											2																
Ammodiscus gulmarensis													+														
Ammodiscus incertus																						1					
Glomospira charoides																						1					
Haplophragmoides spec. aff. *H. umbilicatulum*			1	2																							
Haplophragmoides emaciata					1					2																	
Haplophragmoides spec. cf. *H. weddellensis*					+											+											
Haplophragmoides [illegible]								1											+								

| | | |

Tabelle 4. Fortsetzung

Stations-Nr.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Benthische Foraminiferen:																											
Anzahl pro Gramm Sediment:	518	9	5	2	1	13	10	5	837	1	3	2	9	2	1	3	83	20	7	2	2	1	1	41	3	644	90
Lagena semistriata	+																	+									
Lagena parri																			+								
Lagena setigera																										+	
Lagena apiopleura							+							+												+	
Fissurina cucurbitasema						+			+																		
Parafissurina tectulostoma																							+				
Parafissurina marginata	+									+						+											
Parafissurina fusuliformis									+																		
Pyrulina fusiformis						+																					
Pyrulina gutta							+										+										
Glandulina laevigata																		+									
Polymorphina myristiformis									+																		
Nonion zaandamae		2		1	2		4	18	6	9		2	1		12	4		38		26	2	15	22	23	19	4	
Nonion labradoricum				4	2	+		1	+	3	1		2		2		2		4		1	3			2	1	2
Nonion boueanum					1					2								4	3		3	7		6	8		
Nonion depressulum						7		4																2			
Nonion pompilioides																					2						
Nonion pauperatum																	+										
Nonion spec.									+																	+	
Astrononion gallowayi	2			1		1		4	+	2			4		3	+	2				1		2		1	+	21
Nonionella atlantica																								+		+	
Nonionella auricula																										+	
Nonionella turgida									+														+			+	
Elphidium orbiculare	1					+																					
Elphidium incertum		9	17	11		8	50									9	1		+	4	2	5	+	1	7	+	6
Elphidium incertum var. *clavatum*	33				15			3	+	8		2	1	9													
Elphidium clavatum	4					22							1				+		12				4	9		1	
Elphidium bartletti				2	+	+																					
Elphidium excavatum					1	6													1								
Elphidium subarcticum				2									1							5							
Elphidiella arctica	1	4			1	+													+							+	
Buliminella elegantissima	+																+										
Bulimina fusiformis	<1	+																									
Bulimina marginata		3	2				+							+		1											
Globobulimina auriculata									+		1												1	+		2	

| | | |

Welchen Anteil haben die agglutinierenden Foraminiferen an der gesamten benthischen Foraminiferenfauna? In den küstennahen Proben sind die agglutinierenden Foraminiferen anteilmäßig von gänzlich untergeordneter Bedeutung, obwohl wir gerade unter ihnen einige mit hohen F_A-Zahlen fanden (Station 9 $F_A = 26$, Station 1 $F_A = 7$). Das gleiche gilt auch für Station 26 ($F_A = 4$) am Südrand der Spitzbergen-Bank. Auf der anderen Seite treten gerade in den Gebieten, in denen die Gesamtzahl der benthischen Foraminiferen klein ist ($F_B < 10$), die agglutinierenden Foraminiferen mit hohen Prozentanteilen (29—76 %) stark in den Vordergrund.

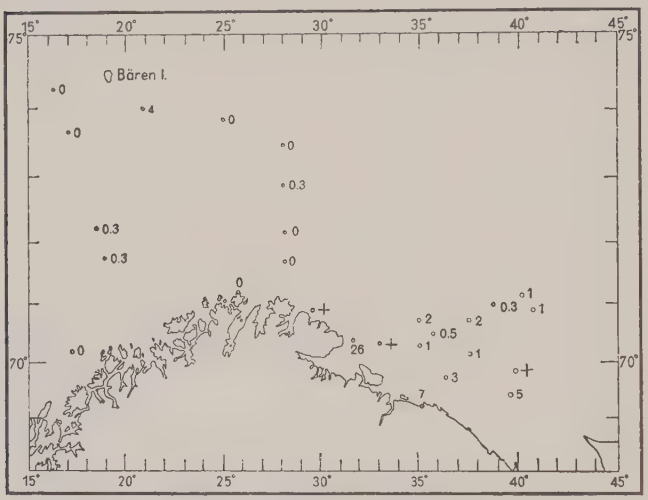


Abb. 4. Agglutinierende Foraminiferen: Anzahl in 1 g Sediment.

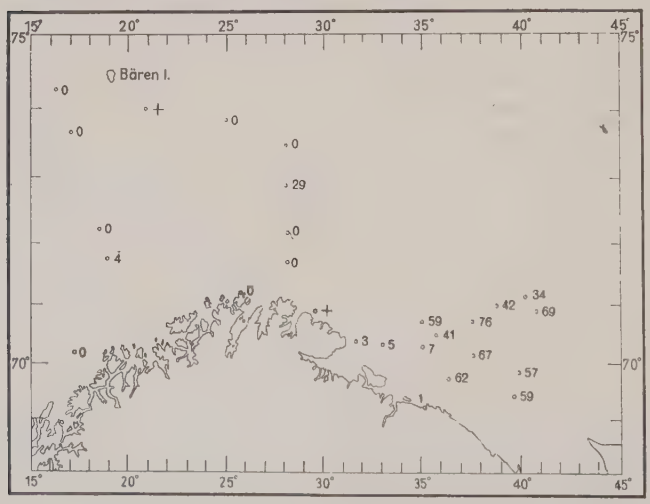


Abb. 5. Agglutinierende Foraminiferen: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

III. Die planktischen Foraminiferen

Die planktischen Foraminiferen stellen das mit Sicherheit allochthone Element in dem Foraminifereninhalt der Sedimente dar. In Abb. 6 ist die Anzahl planktischer Foraminiferen, die wir in 1 g getrockneten Sedimentes fanden, wieder-

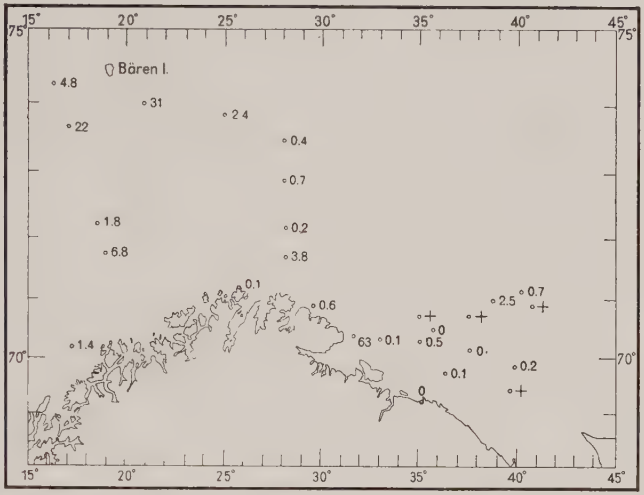


Abb. 6. Planktische Foraminiferen: Anzahl in 1 g Sediment.

gegeben. Wir bezeichnen diese Zahl mit F_P. — Die planktischen Foraminiferen sind in den Sedimenten der meisten Stationen nur spärlich vertreten ($F_P = +$ bis 6,8). Nur 3 Stationen mit hohen F_P-Werten fallen aus diesem Rahmen. Die größte Anzahl von planktischen Foraminiferen ($F_P = 63$) fanden wir auf Station 9 in der Vardö-Rinne. Diese Station enthält neben der höchsten F_B-Zahl auch die höchste F_A-Zahl. Hohe F_P-Werte (31 und 22) haben auch Station 26 und 24, wobei auf Station 26 — ebenso wie Station 9 — ein hoher F_B-Wert mit einem hohen F_P-Wert zusammenfällt. Auffallend klein sind die F_P-Zahlen im Bereich der Skolpenbank und Ostsenke, und hierin besteht wieder eine Analogie zu den F_B-Werten im Südosten unseres Gebietes. In unmittelbarer Küstennähe (Stationen 1, 13 und 17) liegen die F_P-Werte zwischen 0 und 0,6.

IV. Die Gesamtforaminiferenfauna

Die Gesamtzahl der Foraminiferen bezogen auf 1 g Sediment (F_Z) gibt für jede Station Abb. 7. Wie nicht anders zu erwarten, zeigt auch F_Z im Gesamtgebiet

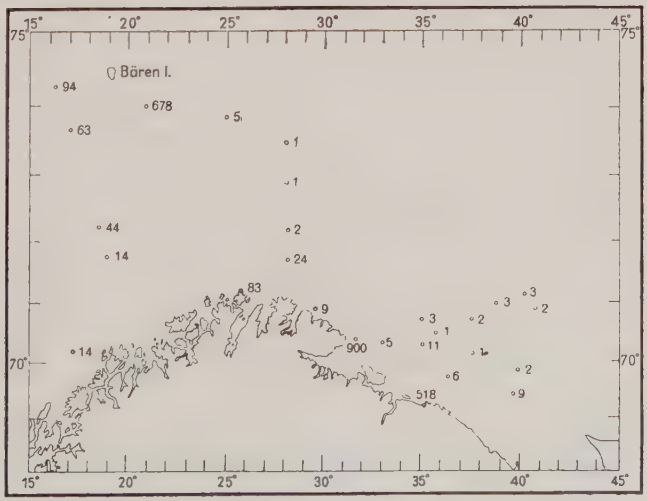


Abb. 7. Gesamtzahl der Foraminiferen in 1 g Sediment.

sehr große Unterschiede (Werte zwischen 1 und 900). Die größten F_Z-Werte finden wir wiederum vor der nordskandinavischen Küste (Station 9, 480 m, $F_Z = 900$; Station 1, 92 m, $F_Z = 518$) und am Südrand der Spitzbergen-Bank (Station 26, 260 m, $F_Z = 678$). Mittlere F_Z-Werte haben die vor dem Nordkap gelegene Station 17 (58 m, $F_Z = 83$) und die am Rand der Spitzbergen-Bank gelegenen Stationen 27 (410 m, $F_Z = 94$) und 24 (425 m, $F_Z = 63$), die Stationen 21 (405 m, $F_Z = 44$) und 18 (380 m, $F_Z = 24$) sowie die beiden unweit des Kontinentalabfalles zum Europäischen Nordmeer liegenden Stationen 6 und 19 ($F_Z = 14$). Auf den übrigen Stationen — insbesondere gilt dies für den Ostteil der Bären-Insel-Senke sowie das Gebiet der Skolpenbank und der Ostsenke — bleiben die F_Z-Werte im allgemeinen unter 10.

Aus Abb. 8 und 9 sind die benthischen und planktischen Anteile an der Gesamtforaminiferenfauna für die einzelnen Stationen zu entnehmen. Abb. 8 zeigt, daß mit Ausnahme der in der Ostsenke gelegenen Station 15 auf allen Stationen

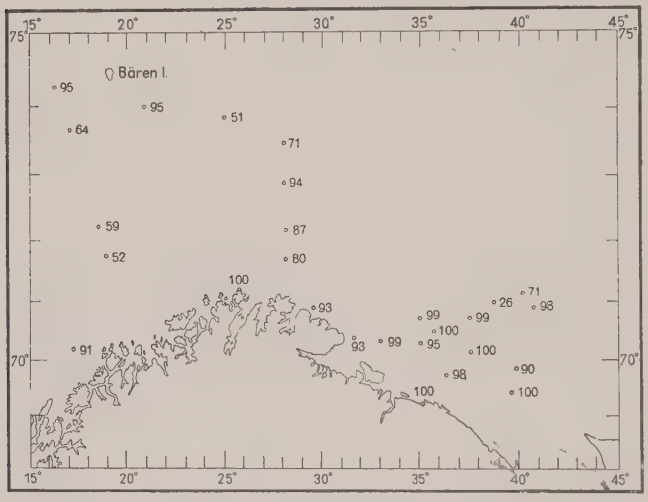


Abb. 8. Benthische Foraminiferen: Prozentualer Anteil an der Gesamtfauna.

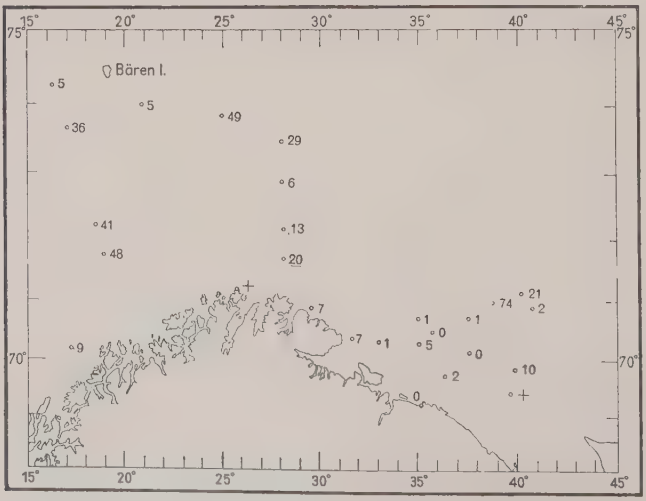


Abb. 9. Planktische Foraminiferen: Prozentualer Anteil an der Gesamtfauna.

die benthischen Foraminiferen vorherrschend sind. Etwas stärker tritt das planktische Element in den Foraminiferenfaunen der Sedimente lediglich auf den unweit der Westgrenze der Barents-See gelegenen Stationen 19, 21 und 24 sowie auf Station 25 im östlichen Teil der Barents-Senke mit 48, 41, 36 und 49 % hervor (Abb. 9). Verhältnismäßig groß (29 %) ist auch der planktische Anteil auf Station 16 am Rand der Ostsenke.

Wir stellen noch einmal fest, daß auf allen Stationen — mit Ausnahme der Station 15 — die benthischen Foraminiferen vorherrschend sind, und fragen jetzt weiter, welchen Anteil die agglutinierenden Foraminiferen an der Gesamtfauna haben. Ein Vergleich der Karten 7 und 4 lehrt uns, daß auf den Stationen mit mittleren und hohen F_Z-Werten (Station 1, 7, 9, 17, 18, 6, 19, 21, 24, 26 und 27) agglutinierende Arten entweder fehlen oder anteilmäßig bedeutungslos sind. Die Faunen bestehen also, sofern kein größerer planktischer Anteil vorhanden ist, fast nur aus kalkschaligen benthischen Formen. Bei den Stationen mit niedrigen F_Z-Werten sind die F_A-Werte naturgemäß auch klein; doch haben die agglutinierenden Foraminiferen hier stets einen prozentual viel größeren Anteil an der Zusammensetzung der Gesamtfauna. Dies gilt insbesondere für die Skolpenbank und ihre Umgebung, in deren Bereich die Gesamtforaminiferenfauna auf den meisten Stationen zu über 50 % aus agglutinierenden Formen besteht. Die für eine größere Anzahl von Stationen bestätigte Regel „niedrige F_Z-Zahlen, hoher Anteil an agglutinierenden Foraminiferen" gilt aber offenbar nicht immer. Die Stationen 20 auf dem Nordkap-Rücken und 23 im östlichen Teil der Barents-Senke haben bei F_Z-Werten von 2 und 1 F_A-Werte von 0. Die Foraminiferenfauna setzt sich auf diesen Stationen — wie bei den Proben mit mittleren und hohen F_Z-Zahlen — nur aus einem kleinen planktischen Anteil und aus kalkschaligen benthonischen Formen zusammen.

Um die eben dargelegten allgemeinen Züge der Verbreitung der einzelnen großen Unterabteilungen der Foraminiferen in den Barentsmeerproben deuten und die Unterschiede und Gemeinsamkeiten in der Zusammensetzung des Foraminifereninhaltes der einzelnen Stationen noch besser erfassen und verstehen zu können, ist in der Foraminiferenliste (Tabelle 4) weiteres Beobachtungsmaterial zusammengestellt. Es wird ergänzt durch den folgenden Abschnitt. Dieser enthält Angaben über die Verbreitung einzelner uns wichtig erscheinender benthischer Arten in der Barents-See. Darüber hinaus findet man hier Material, das als Grundlage für eine Diskussion über die Beziehungen der Foraminiferenfauna unseres Untersuchungsgebietes zu den Foraminiferenfaunen anderer nordatlantischer Bereiche verwertet werden kann.

C. DIE WICHTIGEREN FORAMINIFERENARTEN

I. Systematische Übersicht, Vorkommen im Untersuchungsgebiet und Angaben über die weitere Verbreitung im nordatlantischen Raum

Astrorhiza crassatina Brady

(Tafel I, Fig. 1a und b)

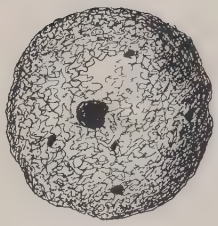
Astrorhiza crassatina H. B. Brady 1884, S. 233/234 und Tafel XX, Fig. 1—9

Barents-See: Auf Station 7 in 220 m 3 und auf Station 14 in 145 m 2 Exemplare.

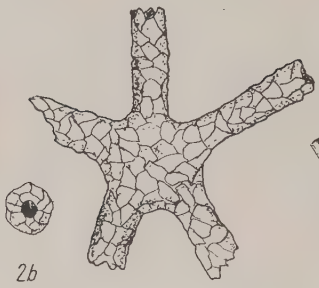
Verbreitung:

Erstmalig bei Dredschzügen im Färöer-Kanal in 1170 m Tiefe gefunden (H. B. Brady 1884, S. 234). — Vor der norwegischen Küste N und S der Lofoten (A. Norvang 1945, S. 72, Tabelle II).

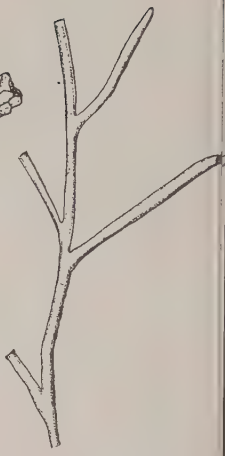
1a



1b

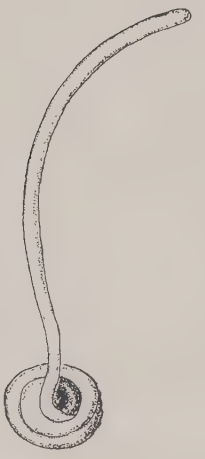


2b 2a



3

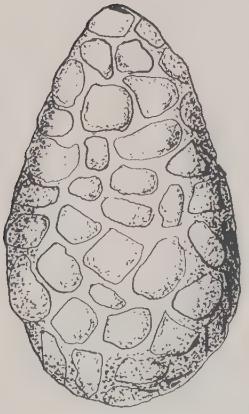
4



5

6

8



9

10

7a

7b

7c

11

12a

12b

— Arktisches Mittelmeer vor Spitzbergen, amerikanische Atlantikküste nach S bis zur Chesapeake Bay in verhältnismäßig tiefem Wasser (J. A. Cushman 1948, S. 6).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor S-Grönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Rhabdammina abyssorum M. Sars
(Tafel I, Fig. 2a—c)

Rhabdammina abyssorum H. B. Brady 1884, S. 266 und Tafel XXI, Fig. 1—13

Barents-See: Auf Station 5 in 165 m und auf Station 11 in 160 m. Besonders auf Station 11 zahlreiche Bruchstücke.

Verbreitung:

Eine im tiefen Wasser der Ozeane weitverbreitete Form, die im kalten Wasser der Arktis auch in geringeren Tiefen vorkommt (J. A. Cushman 1948, S. 6). — Vor der norwegischen Küste N und S der Lofoten, vor Nowaja Semlja und Franz-Josephs-Land 400 m und 198 m, vor Ostgrönland (A. Nørvang 1945, Tabelle 2). In dem Südwestteil der Kara-See Massenentwicklung, aber auch in den übrigen Teilen dieses Meeres häufig, nur westlich der Taimyr-Halbinsel fehlend (Z. G. Stschedrina 1938, S. 320 und 321).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor S-Grönland: „Anton-Dohrn"-Station auf 56°26′ N, 41°39′ W (3410 m); zahlreiche Bruchstücke.
Europäisches Nordmeer: —

Rhizammina algaeformis Brady
(Tafel I, Fig. 3)

Rhizammina algaeformis H. B. Brady 1884, S. 274/77 und Tafel XXVIII, Fig. 1—11

Barents-See: Nur auf Station 22 in 350 m 5 Exemplare (3%).

Verbreitung:

„Porcupine"-Station Nr. 37, Tiefe 4453 m (Boden Globigerinenschlamm) sowie auf zwei weiteren dem Ort nach nicht näher bezeichneten Fundpunkten aus dem Nordatlantik mit Tiefen von 1152 und 2058 m (H. B. Brady 1884, S. 277). In den nordatlantischen Flachwassergebieten nur aus dem Europäischen Nordmeer südlich der Lofoten bekannt (A. Nørvang 1945, S. 72, Tabelle II).

←

Tafel I

1a und b *Astrorhiza crassatina* Brady 20×; 2a und b *Rhabdammina abyssorum* M. Sars 10×; 3 *Rhizammina algaeformis* Brady 20×; 4 *Rhizammina indivisa* Brady 10×; 5 *Bathysiphon argenteus* Heron-Allen und Earland 27×; 6 *Psammosphaera fusca* Schulze 20×; 7a—c *Pilalla exigua* Rhumbler 67×; 8 *Proteonia fusiformis* Williamson 40×; 9 *Preteonina difflugiformis* Brady 40×; 10 *Proteonina atlantica* Cushman 40×; 11 *Marsupulina schultzei* Rhumbler 33×; 12a und b *Thurammina sphaerica* Höglund 47×.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 822 (63°05′N, 12°18′W, 445 m, t_B[1]): +0,3° bis +5,9° C) auf dem atlantischen Hang der Island-Färöer-Schwelle in Schlickklumpen, die in Feinsand eingebettet waren, in großer Menge (J. JARKE 1958, S. 241ff.)

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: —

Nordatlantische Tiefsee vor S-Grönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Rhizammina indivisa BRADY

(Tafel I, Fig. 4)

Rhizammina indivisa H. B. BRADY 1884, S. 277 und Tafel XXIX, Fig. 5—7

Barents-See: Auf Station 16 in 270 m 1, auf Station 22 in 350 m 7 Exemplare.

Verbreitung:

Färöer-Kanal 988 m (H. B. BRADY 1884, S. 277).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Stationen 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m t_B: +4,82° C) 1 Exemplar, 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 2 Exemplare, 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 2 Exemplare, 824 (63°25′ N) 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8° bis +0,8° C) 2 Exemplare.

Ostgrönland-Schelf: 62°40′ N, 40°35′ W, 200 m 3 Exemplare.

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 2 Exemplare und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 145 m, t_B: +1,67° C) 2 Exemplare.

Nordsee: Mittlere Nordsee in Tiefen zwischen 46 und 63 m zwischen 1 und 4‰.

Nordatlantische Tiefsee vor S-Grönland: —

Europäisches Nordmeer: „Gauss"-Station (65°54,9′ N, 0°04,5′ O, 3040 m, S = 34,94‰ t_B = 0,58° C) 1 Exemplar.

Bathysiphon argenteus HERON-ALLEN und EARLAND

(Tafel I, Fig. 5)

Bathysiphon argentus HERON-ALLEN und EARLAND 1913, S. 38 und Tafel III, Fig. 1—3

Barents-See: Auf Station 10 in 190 m 3, auf Station 22 in 350 m und auf Station 23 in 400 m 3 Exemplare.

Verbreitung:

Von der schottischen Küste bis Norwegen meist auf schlickigem Boden in Tiefen zwischen 18 und 366 m (HERON-ALLEN und EARLAND 1913, S. 38). — Im Gullmar-Fjord in Tiefen zwischen 33 und 118 m, im Skagerrak bis 500 m (H. HÖGLUND 1947, S. 39/40). H. MEYER-ABICH (1949, S. 52) fand auf dem Borkum-Riffgrund insgesamt 71 Exemplare.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —

Ostgröndland-Schelf: —

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 145 m, t_B: +1,67° C) je 1 Exemplar.

Nordsee: Auf einzelnen Stationen, aber stets nur in geringer Anzahl.

Nordatlantische Tiefsee vor S-Grönland: —

Europäisches Nordmeer: —

[1]) t_B = Temperatur des Bodenwassers. (Für die Stationen 819, 821a, 822, 823, 824 und 826–829 ist die Schwankungsbreite der Temperatur angegeben; alle übrigen Angaben von t_B beziehen sich auf in-situ-Messungen.)

Psammosphaera fusca Schulze
(Tafel I, Fig. 6)

Psammosphaera fusca H. B. Brady 1884, S. 251 und Tafel XVIII, Fig. 1, 5—8

Barents-See: Auf Station 11 in 160 m 1, auf Station 16 in 270 m 2 und auf Station 22 in 350 m 5 Exemplare.

Verbreitung:

Art erstmalig im Haug-Sund in 219 m Tiefe gefunden (Schulze 1874, S. 13). Im Nordatlantik zwischen 805 und 5029 m (H. B. Brady 1884, S. 251). — Vor der norwegischen Küste N und S der Lofoten vorkommend, um Island, Grönland und bei den Färöer fehlend (A. Nørvang 1945, S. 72, Tabelle II). Doch gibt J. A. Cushman (1948, S. 9) diese Art auch aus den Gewässern um Grönland an. — Golf von Taimyr aus 28 m und nördlich der Neusibirischen Inseln aus 35 m Tiefe (S. Awerinzew 1911). — Nord- und Ostsee (H. Höglund 1947, S. 47). — Tiefenverbreitung 40 bis 200 m, wobei sie in größerer Tiefe seltener wird (A. Goës 1894, S. 14). — J. A. Cushman (1948, S. 9) gibt an, daß alle von ihm in der Arktis gefundenen Exemplare vergleichsweise klein und mit sehr großen kantigen Quarzkörnern besetzt sind. H. Höglund (1947, S. 47) untersuchte Material, das von Goës im Gullmar-Fjord in 37 m Tiefe gesammelt war, und fand 15 Exemplare mit einer Größe bis zu 2 mm D, während die übrigen nur klein waren.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m, t_B: +4,82° C) 1 Exemplar, 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8° bis 3,6° C) und 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 680 m, t_B: +0,6° bis 7,9° C) in Feinsand jeweils wenige Exemplare.

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Auf einer Anzahl von Stationen in der nördlichen Nordsee, aber stets nur in geringer Menge.

Nordatlantische Tiefsee vor S-Grönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Pilalla exigua Rhumbler
(Tafel I, Fig. 7a und b)

Pillala exigua H. Rhumbler 1935, S. 150/151 und Tafel I, Fig. 15—19

Barents-See: Auf Station 8 in 240 m 1 (+%), auf Station 9 in 480 m 1 (+%), auf Station 10 in 190 m 3 (3%), auf Station 13 in 280 m 3 (1%), auf Station 14 in 145 m 1 (+%), auf Station 16 in 270 m 5 (1%), auf Station 24 in 425 m 1 (+%), auf Station 25 in 450 m 3 (2%).

Verbreitung:

Kieler Förde (H. Rhumbler 1935, S. 151).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: 60°15,24′ N, 13°18,12′ W, 180 m, 4 Exemplare, „Anton-Dohrn"-Station 817 (62°56′ N, 10°12′ W, 480 m, t_B: +1,36° C) 3 Exemplare, 63°35′ N, 10°02′ W, 540 m, 25 Exemplare, „Anton-Dohrn"-Station 824 (63°26′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8° bis +0,8° C) 2 Exemplare, 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: —0,8° C) 62 Exemplare, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 10 Exemplare und 251 (66°30,5′ N, 13°44′ W, 180 m) 2 Exemplare.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 1 Exemplar.

Davis-Straße: —

Nordsee: Westteil des Austern-Grundes bis zu 12%, nordwestlich der Dogger-Bank (87 m) 20%, mittlere Nordsee (77 m) 30% der benthischen Foraminiferen.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Proteonina fusiformis WILLIAMSON
(Tafel I, Fig. 8)

Proteonina fusiformis H. B. BRADY 1884, S. 290/291 und Tafel XXX, Fig. 7—11

Barents-See: Nur auf Station 3 in 170 m 5 Exemplare.

Verbreitung:

In Material von Nordostgrönland selten (J. A. CUSHMAN 1948, S. 11). — Im Nordpolarmeer bis 78°40′ N; vor der schottischen Westküste meist in Tiefen von weniger als 73 bis 91 m, westlich von Irland aber auch in tiefem Wasser (H. B. BRADY 1884, S. 291). — Im Gullmar-Fjord in Tiefen zwischen 15 und 40 m teilweise sehr häufig; im Skagerrak fast in jeder Probe zwischen 66 und 700 m, oft in großer Individuenzahl; auch im Kattegat weit verbreitet (H. HÖGLUND 1947, S. 53).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C) und 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: —0,8° C) jeweils einige Exemplare, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 7 Exemplare.

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 4 Exemplare.

Nordsee: In der südlichen und mittleren Nordsee in einer Anzahl von Stationen. Anteil an der benthischen Foraminiferenfauna bis zu 15%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Proteonina difflugiformis BRADY
(Tafel I, Fig. 9)

Reophax difflugiformis H. B. BRADY 1884, S. 289 und Tafel XXX, Fig. 1—5

Barents-See: Auf Station 5 in 165 m 2 und Station 10 in 190 m 1 Exemplar.

Verbreitung:

In den Gewässern um Island fehlend, kommt aber östlich und westlich von Grönland und vor der norwegischen Küste nördlich und südlich der Lofoten vor (A. NORVANG 1945, S. 72, Tabelle II). Im borealen Atlantik und bei Grönland in 340 bis 500 m Tiefe (A. GOËS 1894, S. 27). H. B. BRADY (zit. nach J. A. CUSHMAN 1948, S. 11) gibt für diese Form 13 Fundpunkte aus der Arktis an, darunter Stationen vor Nowaja Semlja mit Tiefen von 101 bis 285 m und vor Franz-Josef-Land mit Tiefen von 162 bis 265 m. — H. HÖGLUND (1947, S. 54) fand diese Form im Skagerrak (215 bis 220 m Tiefe) nur an einer einzigen Station. Nach W. LANGE (1956, S. 71) war *Pr. diffl.* im oberen Teil eines Kolbenlotkernes aus der Norwegischen Rinne (453 m) mit bis zu 2,2% an der Zusammensetzung der benthischen Foraminiferenfauna beteiligt.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8° bis +3,6° C), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 680 m, t_B: +0,6° bis 7,8° C), 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C, 826 (63°35′ N, 10°24′ W, 500 m, t_B: —0,6° bis +0,8° C), 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: —0,5° bis +0,8° C), 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: —0,8° C) und 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) jeweils mehrere Exemplare; auf einer Station in 63°35′ N, 10°2′ W (540 m) 48 Exemplare (3,5%); „Anton-Dohrn"-Station 818 (62°56′ N, 11°26′ W, 504 m) 2 Exemplare, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 4 Exemplare, 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 5 Exemplare. Boden auf den Stationen meist Mittelsand, Feinsand, auch grober Sand.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 2 Exemplare.

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 428 (66°45′ N, 56°08′ W, 160 m, t_B: +1,58° C) 6 Exemplare, 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 290 m, t_B: +1,99° C) 14 Exemplare (8%), 432 (68°48′ N, 56°32′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 46 Exemplare (6%).

Nordsee: Südliche Nordsee fehlend, mittlere Nordsee bis zu 4%, nördliche Nordsee weniger.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: „Gauss"-Station (65°54,0′ N, 0°4,5′ O, 3040m, t_B: —0,58° C) 1 Exemplar.

Marsupulina schultzei Rhumbler
(Tafel I, Fig. 11)

Marsupulina schultzei J. A. Cushman 1950, S. 79, Tafel 2, Fig. 15

Barents-See: Auf Station 6 in 160 m 4 (1%), auf Station 9 in 480 m 16 (2%), auf Station 20 in 280 m 10 (13%) und auf Station 21 in 405 m 14 (11%) Exemplare. Auf den Stationen 20 und 21 gehört diese Art zu den Hauptformen unter den benthischen Foraminiferen.

Verbreitung:

Soweit ich aus der Literatur ersehen kann, ist *Marsupulina schultzei* bisher aus dem nordatlantischen Bereich offenbar nicht bekannt.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) 10 Exemplare, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: —0,61°C) 5 Exemplare, 816 (62°48′N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 10 Exemplare, 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 3 Exemplare, 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis 5,9° C) 2%, 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8 bis +0,8° C) 3 (+%) und 826 (63°35′ N, 10°24′ W, 500 m, t_B: —0,6° bis +0,8° C) mit 2 Exemplaren.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 391 (60°16′ N, 47°48′ W, 208 m, t_B: +3,49° C) 20 Exemplare und auf einer „Gauss"-Station in 62°40′ N, 40°35′ W, 200 m, 8 Exemplare.

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 422 (65°05′ N, 54°45′ W, 300 m) 1 Exemplar und 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 290 m, t_B: +1,99° C) 1 Exemplar.

Nordsee: Nördliche Nordsee örtlich Spuren.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Thurammina sphaerica Höglund
(Tafel I, Fig. 12a und b)

Thurammina sphaerica Höglund H. Höglund 1947, S. 55, Tafel 4, Fig. 22—26

Barents-See: Diese Art ist Hauptform auf den Stationen 2, 3, 4, 5, 10, 11, 12, 14, 15 und 16; meist etwa 50%, auf Station 12 74% der benthischen Foraminiferen.

Verbreitung:

Bisher im nordatlantischen Bereich nur aus dem Gullmar-Fjord aus Tiefen zwischen 7 und 109 m bekannt; hier teilweise sehr häufig (H. Höglund 1947, S. 55).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m, t_B: +4,82° C) 1 Exemplar.

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Südliche Nordsee, Südteil des Outer Silver Pit, 42 m, 15 Exemplare (4%).

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Glomospira charoides PARKER und JONES
(Tafel II, Fig. 5a—c)

Glomospira charoides H. B. BRADY 1884, S. 334, Tafel XXXVIII, Fig. 10—16

Barents-See: Nur auf Station 22 in 350 m 2 Exemplare.

Verbreitung:

Färöer-Kanal aus 970 m Tiefe sowie auf 3 Challenger-Stationen im Nordatlantik mit Tiefen zwischen 825 und 3200 m (H. B. BRADY 1884, S. 334). — Norwegen südlich der Lofoten und vor Westgrönland (A. NØRVANG 1945, S. 73, Tabelle 2). — Im Nordatlantik in Tiefen von mehr als 200 m, im ganzen aber selten (F. B. PHLEGER, F. L. PARKER und J. F. PEIRSON 1953, S. 26). — Im Gullmar-Fjord nur 1 Exemplar gefunden, im Skagerrak aber in den tiefsten Stationen (200—700 m) häufig (H. HÖGLUND 1947, S. 129—130).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 680 m, t_B: +0,6° bis +7,9° C) 1 (+%) Exemplar.
Ostgrönland-Schelf: „Gauss"-Station (65°07,8′ N, 37°06,3′ W, 195 m) 4 (1%) Exemplare.
Davis-Straße: —
Nordsee: In der nördlichen Nordsee auf zwei Stationen in 132 und 280 m Tiefe jeweils in nur wenigen Exemplaren (+%).
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Haplophragmoides sp. aff. *H. umbilicatulum* PEARCEY
(Tafel II, Fig. 6a und b)

Barents-See: Auf den Stationen 3 und 4 aus 170 m bzw. 200 m 1 und 4 (2%) Exemplare. Die von uns gefundenen 5 Exemplare stimmen mit der von F. G. PEARCEY (1914, Tafel II, Fig. 8—10) aus der Antarktis beschriebenen und abgebildeten Form völlig überein.

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Haplophragmoides emaciata BRADY
(Tafel II, Fig. 7a und b)

Haplophragmium emaciatum H. B. BRADY 1884, S. 305, Tafel XXXIII, Fig. 26—28

Barents-See: Auf Station 5 in 165 m 3 (1%) und auf Station 10 in 190 m 2 Exemplare (2%).

→

Tafel II

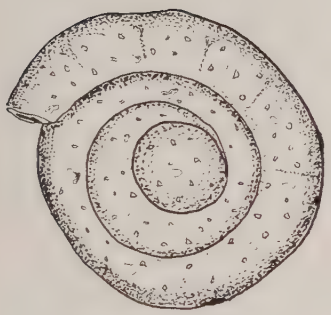
1 *Hyperammina friabilis* BRADY 10×; 2 *Reophax subfusiformis* EARLAND 20×; 3a und b *Ammodiscus gullmarensis* HÖGLUND 40×; 4 *Ammodiscus incertus* d'ORBIGNY 40×; 5a—c *Glomospira charoides* PARKER u. JONES 44×; 6a und b *Haplophragmoides* sp. aff. *Haplophragmoides umbilicatulum* PEARCEY 22×; 7a und b *Hyplophragmoides emaciata* BRADY 25×; 8a und b *Haplophragmoides canariensis* d'ORBIGNY 25×; 9a und b *Haplophragmoides glomeratum* BRADY 60×; 10a und b *Ammoscalaria runiana* HERON-ALLEN u. EARLAND 67×.

1

2

3a

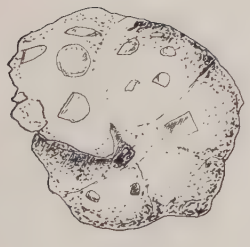
3b


4

5a

5b

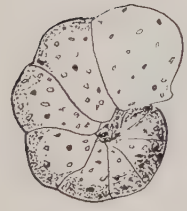
5c


6a

6b

7a

7b


8a

8b

9a

9b

10a

10b

Verbreitung:

Sehr selten; vor Dänisch-Westindien in 825 m und 715 m (H. B. BRADY 1884, S. 305).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: 66°26,0′ N, 17°09,6′ W (25 m) 3 Exemplare.
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 428 (66°45′ N, 56°08′ W, 160 m, t_B: +1,58° C) 3 Exemplare (3%), 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 5 Exemplare (2%) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 8 Exemplare (0,5%).
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Haplophragmoides sp.
(Textfigur Abb. 10)

Barents-See: Nur auf Station 5 in 200 m 1 (+%) und auf Station 16 in 270 m 1 Exemplar (+%). — Die beiden von uns gefundenen Exemplare ähneln der von A. EARLAND (1936, S. 33 und Tafel 1, Fig. 15 und 16) aus der Weddell-See beschriebenen und abgebildeten *Haplophragmoides weddellensis* weitgehend, sind aber wesentlich kleiner (D $< 300\,\mu$); Schale rauh, aus größeren und kleineren eingebauten Mineralkörnern bestehend; Kammnähte schwer zu erkennen; Kammern nicht eingeschnürt; letzte Umbilicalkammer leicht aufgebläht; Mündung schlitzförmig; Farbe graubraun bis grünbraun.

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —

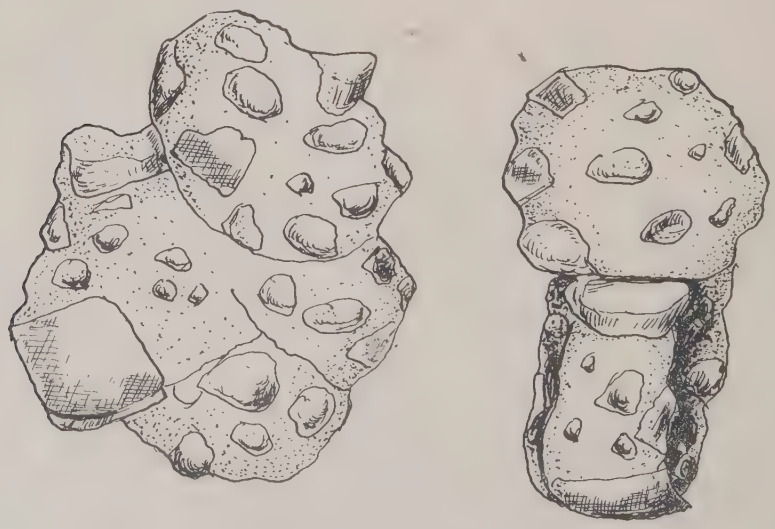


Abb. 10. *Haplophragmoides* sp. cf. *Haplophragmoides weddellensis* EARLAND. 110×. (a Seitenansicht; b Mündungsansicht.)

Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Haplophragmoides canariensis d'Orbigny
(Tafel II, Fig. 8a und b)

Haplophragmoides canariensis J. A. Cushman 1950, S. 102, Tafel IV, Fig. 26

Barents-See: Auf Station 8 in 240 m 2 (1%), auf Station 9 in 480 m 1 (+%), auf Station 19 in 275 m 1 Exemplar (+%). Im ganzen also nur selten.

Verbreitung:

Um Island und vor Ostgrönland fehlend, nur vor Westgrönland und vor Norwegen nördlich und südlich der Lofoten (A. Nørvang 1945, S. 73, Tabelle III). — Westlich von Nowaja Semlja 101—170 m, vor Franz-Josef-Land 163 m, 221 und 264 m, Baffin Bay und Smith Sound 24 bis 384 m, norwegische Küste 37 bis 550 m, Davis-Straße 46 bis 128 m, Kola-Bucht, Kara-See 37 m, östlich von Taimyr 60 m, nördlich der Neusibirischen Inseln 38 m (J. A. Cushman 1948, S. 27). — In der Kara-See überall verbreitet, westlich der Taimyr-Halbinsel aber seltener (Z. G. Stschedrina 1938, S. 321). — Die älteren Angaben über die Verbreitung sind nicht ganz sicher, da bei früheren Autoren offenbar häufig Verwechslungen mit *H. major* vorgekommen sein dürften (s. J. A. Cushman 1948, S. 27).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf zahlreichen Stationen vorhanden, aber stets nur in geringer Anzahl.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 4 Exemplare, 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 3 Exemplare; Station auf 62°40′ N, 40°35′ W (200 m) 7 Exemplare.

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 428 (66°45′ N, 56°08′ W, 160 m, t_B: +1,58° C) 1 Exemplar.

Nordsee: In geringen Mengen auf einer Anzahl von Stationen, z. B. im Outer Silver Pit (54°06,8′ N, 2°31,6′ O, 62 m) 2 Exemplare; mittlere Nordsee (57°47′ N, 1°37′ O, 93 m) 1 Exemplar.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Haplophragmoides glomeratum Brady
(Tafel II, Fig. 9a und b)

Haplophragmium glomeratum H. B. Brady 1884, S. 309 und Tafel XXXIV, Fig. 15—18

Barents-See: Auf Station 3 in 170 m 3 (3%), auf Station 4 in 200 m 9 (5%), auf Station 5 in 165 m 11 (4%), auf Station 8 in 240 m 3 (1%), auf Station 9 in 480 m 1 (+%), auf Station 11 in 160 m 3 (2%), auf Station 14 in 145 m 14 (7%), auf Station 15 in 320 m 13 (11%), auf Station 16 in 270 m 37 (10%), auf Station 26 in 260 m 2 (+%).

Verbreitung:

In den ost- und westgrönländischen Gewässern und vor der norwegischen Küste nördlich und südlich der Lofoten; fehlt um Island und bei den Färöer (A. Nørvang 1945, S. 73, Tabelle II). Nach F. B. Phleger (1952, S. 85) im kanadischen und grönländischen Arktisgebiet häufig. — Arktisches Gebiet: vor Kap Isabella (402 m), vor Kap Victoria (64 m), zwischen Walrus Shoal und Victoria Head (187 m), Franklin-Pierce Bay (151 m), Allman Bay (82 m), Dobbin Bay (148–371 m), vor Kap Frazer (262 m), Discovery Bay (75—82 m), vor Nowaja Semlja (180—718 m) und vor Franz-Josef-Land (292 und 391 m), Kola-Bucht (nach H. B. Brady zit. aus J. A. Cushman 1948, S. 28). — Gullmar-Fjord in Tiefen von 15 m vorkommend, ebenso auf den meisten Stationen des Skagerrak sowie sämtlichen Stationen des Kattegat (H. Höglund 1947, S. 136). — Kara-See nur in St. Anne's Trough, aber auch hier selten (Z. G. Stschedrina 1938, S. 321).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Sehr selten; „Anton-Dohrn"-Station 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8° bis +3,6° C) wenige Exemplare, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 6 Exemplare.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 1, 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 8, „Gauss"-Station auf 62°40′ N, 40°35′ W (200 m) 18 Exemplare.

Davis-Straße: Stellenweise sehr günstige Entwicklungsmöglichkeiten, besonders auf stark sandigem Boden. „Anton-Dohrn"-Station 428 (66°45′ N, 56°08′ W, 160 m, t_B: +1,58° C) 18, 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 30, 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 320 (45%) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 375 Exemplare (21%).

Nordsee: Nur nördliche Nordsee; selten.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Anmerkung: J. A. CUSHMAN (1948, S. 28) bezeichnet diese Form als „typisch arktische Art, obwohl die Verbreitung im tiefen kalten Wasser sehr weit ist". Diese Art kommt zwar auch im Skagerrak, Kattegat, Gullmar-Fjord und in der Nordsee vor. Die besten Entwicklungsmöglichkeiten hat sie aber, wie unsere Beobachtungen aus der Davis-Straße zeigen, in arktischen Regionen.

Textularia truncata HÖGLUND
(Tafel III, Fig. 3a und b)

Textularia truncata H. HÖGLUND 1947, S. 175, Tafel 12, Fig. 8 und 9, und S. 166, Textfig. 147—149

Barents-See: Auf Station 5 in 165 m 3, auf Station 7 in 220 m 4 und auf Station 22 in 350 m 6 Exemplare.

Verbreitung:

Diese Art wurde von HÖGLUND auf Grund von Material, das GOËS vor Hållö aus 55—73 m Tiefe gesammelt hatte, neu aufgestellt. HÖGLUND selbst fand nur einige wenige Exemplare auf einer Station vor Löken im Gåsö-Kanal in 15 m (H. HÖGLUND 1947, S. 175).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°27,2′ N, 1°35,7′ W in 44 m 12, auf 62°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 12, auf „Anton-Dohrn"-Station 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m, t_B: +4,82° C 2, auf 60°06,8′ N, 1°10,9′ W in 30 m 1, auf 62°39′ N, 7°40′ W in 400 m 18, auf 62°26,0′ N, 6°44,4′ W in 102 m 33, auf 62°20′ N, 7°13,9′ W in 98 m 32, auf 60°36,6′ N, 2°50,0′ W in 175 m 10, auf 62°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 387, auf „Anton-Dohrn"-Station 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 18, auf 66°26,0′ N, 6°44,4′ W in 102 m 35, auf 62°20,0′ N, 7°13,9′ W in 98 m 32 Exemplare.

Ostgrönland-Schelf: —

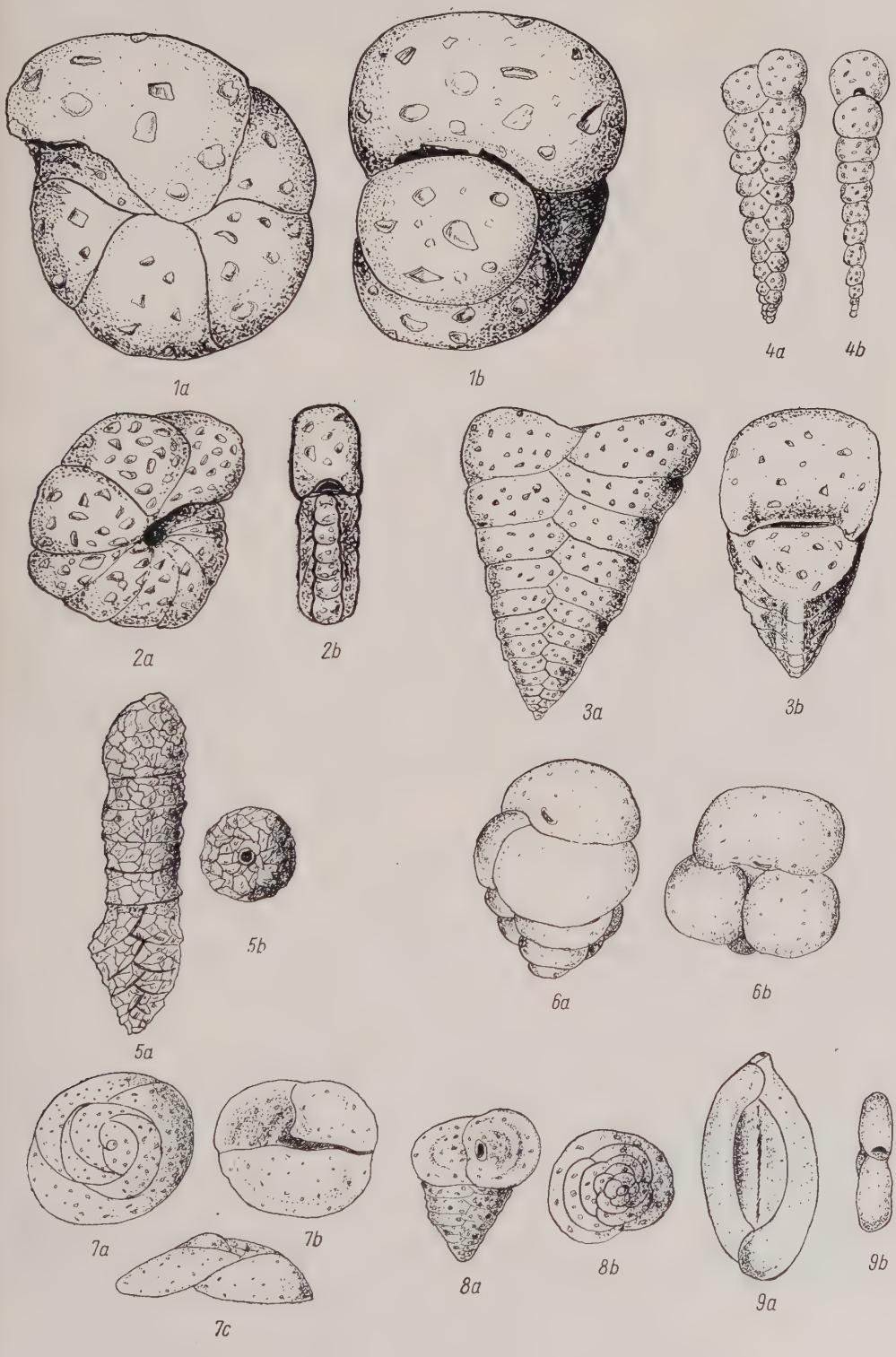
Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 2 Exemplare.

Nordsee: In der mittleren und nördlichen Nordsee besonders in grobkörnigen Ablagerungen zum Teil in großer Individuenzahl.

→

Tafel III

1a und b *Labrospira subglobosa* G. O. SARS 32×; 2a und b *Labrospira kosterensis* HÖGLUND 67×; 3a und b *Textularia truncata* HÖGLUND 32×; 4a und b *Textularia earlandi* PARKER 72×; 5a und b *Bigenerina nodosaria* D'ORBIGNY 15×; 6a und b *Egerella bradyi* CUSHMAN 21×; 7a—c *Valvulina fusca* WILLIAMSON 21×; 8a und b *Valvulina conica* PARKER u. JONES 25×; 9a und b *Miliammina groenlandica* CUSHMAN 60×.


1a
1b
4a
4b
2a
2b
3a
3b
5b
5a
6a
6b
7a
7b
7c
8a
8b
9a
9b

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: Auf „Anton-Dohrn"-Station in 56°26,0′ N, 41°39,0′ W (3410 m, t_B: +2,53° C) vorhanden, aber selten.
Europäisches Nordmeer: —

Textularia earlandi PARKER
(Tafel III, Fig. 4a und b)

Textularia earlandi F. B. PHLEGER 1952, S. 86, Tafel 13, Fig. 22 und 23

Barents-See: Auf Station 5 in 165 m 1 und auf Station 23 in 400 m 1 Exemplar.

Verbreitung:

Im kanadischen und grönländischen Arktisgebiet etwa in der Hälfte aller Proben; Häufigkeit bis zu 50% (F. B. PHLEGER 1952, S. 86).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Bigenerina nodosaria D'ORBIGNY
(Tafel III, Fig. 5a und b)

Bigenerina nodosaria H. B. BRADY 1884, S. 369, Tafel XLIV, Fig. 14—18

Barents-See: Auf Station 16 in 270 m 3 Exemplare.

Verbreitung:

Im Nordatlantik verbreitet. Davis-Straße in 46—128 m, Färöer-Kanal in 243 m, vor den Shetlands, zwischen den Hebriden in 146—256 m, westlich von Irland in 155—2981 m (H. B. BRADY 1884, S. 369—370). Westlich von Grönland und vor Norwegen südlich der Lofoten vorhanden. Nördlich der Lofoten, um Island und auf dem ostgrönländischen Schelf fehlend (A. NØRVANG 1945, S. 73, Tabelle II).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: In geringen Mengen in der nördlichen Nordsee.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Valvulina fusca WILLIAMSON
Tafel III, Fig. 7a und b)

Valvulina fusca H. B. BRADY 1884, S. 393, Tafel XLIX, Fig. 13 und 14

Barents-See: Auf Station 3 in 170 m 6 (6%), auf Station 5 in 165 m 7 (2%), auf Station 9 in 480 m 1 (+ %), auf Station 11 in 160 m 3 (2%) und auf Station 12 in 210 m 3 (2%) Exemplare.

Verbreitung:

Eine im nordatlantischen Bereich verbreitete Foraminifere, die flaches Wasser bevorzugt, doch gelegentlich auch noch bis zu Tiefenvon 900 bis 1100 m gefunden worden ist. (H. B. BRADY 1884, S. 383). – Norwegen südlich der Lofoten vorkommend, um Island und auf dem west- und ost-

grönländischen Schelf fehlend. (A. Nørvang 1945, S. 73, Tabelle II.) — Im Skagerrak äußerst selten, nur auf drei Stationen mit Tiefen von 626, 400 und 220 m 9 Exemplare gefunden (H. Höglund 1947, S. 191).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Westlich der Shetlands auf einer Station in 60°27,2′ N, 1°35,7′ W (44 m) 33 Exemplare (5%).
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: An einzelnen Stellen in der mittleren und nördlichen Nordsee; jeweils nur wenige Exemplare.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2344 (56°26,0′ N, 41°39,0′ W, 3410 m, t_B: +2,53° C) wenige Exemplare.
Europäisches Nordmeer: —

Valvulina conica Parker und Jones
(Tafel III, Fig. 8a und b)

Valvulina conica H. B. Brady 1884, S. 392, Tafel XLIX, Fig. 15 und 16

Barents-See: Auf Station 16 in 270 m 3 (1%) und auf Station 21 in 405 m 1 (+%).

Verbreitung:

Vor der norwegischen Küste in 183 bis 830 m Tiefe sowie in ähnlichen Tiefen im Färöer-Kanal (H. B. Brady 1884, S. 392). — Norwegen nördlich und südlich der Lofoten vorkommend, um Island und vor Ost- und Westgrönland fehlend (A. Nørvang 1945, S. 73, Tabelle II). — Nur im mittleren und tieferen Teil des Gullmar-Fjords (67–118 m); im Skagerrak in Tiefen zwischen 200 und 700 m viel häufiger, doch hier keine Funde in weniger als 200 m Tiefe (H. Höglund 1947, S. 188). — Norwegische Rinne auf zwei Stationen in 324 und 548 m Tiefe (<1%) (W. Lange 1956, S. 73).

Weitere eigene Funde:

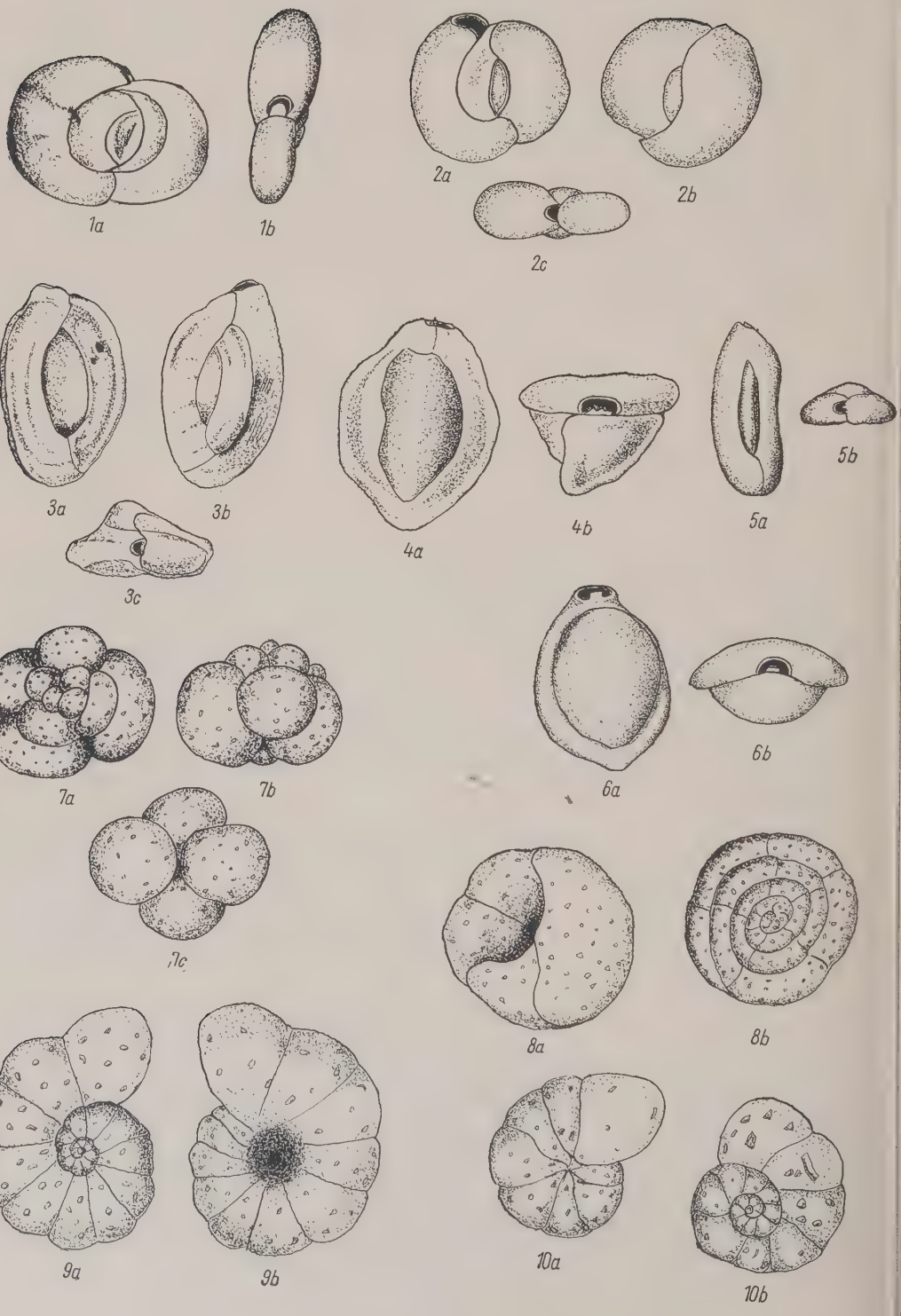
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Westlich der Shetlands auf 60°27,2′ N, 1°35,7′ W in 44 m 12 Exemplare (2%).
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: Sehr selten; vereinzelt in der mittleren und nördlichen Nordsee.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Anmerkung: Wie unser Fund von den Shetland-Inseln zeigt, ist *Valvulina conica* offenbar nicht nur auf das tiefere Wasser beschränkt.

Quinqueloculina sp.
(Tafel IV, Fig. 1a und b)

Barents-See: Nur auf Station 9 in 480 m 1 Exemplar. Dünnschalig; Schale weiß, porzellanartig und glatt erscheinend; bei starker Vergrößerung feine Perforation sichtbar; Form gerundet, etwas gepreßt, breiter als hoch; Kammern wurstartig, leicht oval; Kammernähte eingeschnürt und deutlich sichtbar; Mündung groß, rund bis oval mit einem großen gerundeten Zahn, der die Mündung fast ganz einnimmt. Durchmesser etwa 600 μ. Das Exemplar hat große Ähnlichkeit mit *Quinqueloculina dilatata* d'Orbigny.

Verbreitung: ?


1a
1b
2a
2b
2c
3a
3b
3c
4a
4b
5a
5b
6a
6b
7a
7b
7c
8a
8b
9a
9b
10a
10b

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Quinqueloculina arctica Cushman
(Tafel IV, Fig. 3a—c)

Quinqueloculina arctica J. A. Cushman 1948, S. 35 und Tafel 4, Fig. 2

Barents-See: Nur auf Station 13 in 280 m 3 Exemplare und auf Station 17 in 58 m 1 Exemplar.

Verbreitung:

Vor Nordostgrönland in 18 bis 64 m (J. A. Cushman 1948, S. 36).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°27,2′ N, 1°35,7′ W in 44 m 54 (6%), auf 62°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 36 (0,5%), auf 60°18,3′ N, 1°48,5′ W in 60 m 15 Exemplare (4%), „Anton-Dohrn"-Station 817 (62°56′ N, 10°12′ W, 480 m, t_B: +1,36° C) 2 Exemplare (+%) und auf 66°26,0′ N, 17°09,6′ W in 25 m 4 Exemplare (0,5%).
Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 2 Exemplare (+%) und auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 41 Exemplare (2%).
Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 422 (65°05′ N, 54°45′ W, 300 m) 1 Exemplar.
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönlamd: —
Europäisches Nordmeer: —

Triloculina trihedra Loeblich und Tappan
(Tafel IV, Fig. 4a und b)

Triloculina trihedra A. R. Loeblich und H. Tappan 1953, S. 45 und Tafel 4, Fig. 10

Barents-See: Auf Station 8 in 240 m 3 Exemplare (1%), auf Station 9 in 480 m 1 (+%), auf Station 17 in 58 m 1 (+%), auf Station 23 in 400 m 1 (+%) und auf Station 26 in 260 m 1 Exemplar (+%).

Verbreitung:

Bisher aus dem nordatlantischen und atlantisch-arktischen Bereich nicht bekannt (s. aber Anmerkung). — Vor Alaska (A. R. Loeblich und H. Tappan 1953, S. 45).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8 bis +3,6° C), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 900 m, t_B: +0,6° bis +7,9° C) und 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 455 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C) jeweils mehrere Exemplare. Auf den übrigen Stationen im Bereich der Färöer-Island-Schwelle nur ganz vereinzelt.

←

Tafel IV

1a und b *Quinqueloculina* spec. 25×; 1a—c *Quinqueloculina subrotunda* Montagu 25×; 3a—c *Quinqueloculina arctica* Cushman 20×; 4a und b *Triloculina trihedra* Loeblich u. Tappan 25×; 5a und b *Triloculina oblonga* Montagu 25×; 6a und b *Pyrgo elongata* d'Orbigny 25×; 7a—c *Trochammina globigeriniformis* Parker u. Jones 25×; 8a und b *Trochammina* spec. aff. *Trochammina squamata* Jones u. Parker 25×; 9a und b *Trochammina nitida* Brady 33×; 10a und b *Trochammina nana* Brady 60×.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 6 Exemplare (+%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 1 Exemplar (+%), auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 24 Exemplare (2%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 4 Exemplare (+%).

Davis-Straße: —

Nordsee: —

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Anmerkung: A. R. LOEBLICH und H. TAPPAN (1953, S. 45) weisen darauf hin, daß die Mehrzahl der arktischen und nordatlantischen Formen, die bisher zu *Triloculina tricarinata* D'ORBIGNY und *Miliolites trigonula* LAMARCK gerechnet worden sind, in Wirklichkeit zu *Triloculina trihedra* zu stellen seien. Unsere Untersuchungen an nordatlantischem und arktischem Material zeigen, daß dies nur mit Einschränkungen gilt, indem z. B. in einer Probe („Anton-Dohrn"-Station 819 und 821a) *Triloculina trihedra* und *Triloculina tricarinata* nebeneinander vorkommen.

Pyrgo elongata D'ORBIGNY

(Tafel IV, Fig. 6a und b)

Pyrgo elongata J. A. CUSHMAN 1929, S. 70 und Tafel 19, Fig. 2 und 3

Barents-See: Auf Station 13 in 280 m 7 Exemplare (2%) und auf Station 22 in 350 m 1 Exemplar (1%).

Verbreitung:

Kosmopolitisch. – In Flachwassersanden verbreitet, in den Tropen in etwas tieferem Wasser (H. B. BRADY 1884, S. 145). — Vor Nordisland, Südisland und vor Norwegen südlich der Lofoten; boreale und lusitanische Teile des nordatlantischen Ozeans. — Vertikale Verbreitung von der Litoralzone bis 3548 m (A. NØRVANG 1945, S. 13). — Norwegische Rinne: Auf 57°50,7′ N, 8°13,0′ E, 548 m <1%, im Kullenberg-Kern (58°07,0′ N, 9°41,0′ O, 453 m) in geringer Anzahl, aber ziemlich gleichmäßig verteilt (W. LANGE 1956, S. 74).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 1 Exemplar, „Anton-Dohrn"-Station 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8° bis +3,6° C) weinige Exemplare, 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 1 Exemplar. — Im Bereich der Färöer-Island-Schwelle also sehr selten.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 1 Exemplar (+%).

Davis-Straße: —

Nordsee: Südliche und nördliche Nordsee sehr selten, mittlere Nordsee bis zu 4%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Trochammina globigeriniformis PARKER und JONES

(Tafel IV, Fig. 7a—c)

Haplophragmium globigeriniforme H. B. BRADY 1884, S. 313 und Tafel XXXV, Fig. 10 und 11

Barents-See: Nur auf Station 19 in 275 m 1 Exemplar (+%) und auf Station 22 in 350 m 7 Exemplare (5%).

Verbreitung:

Vor allem im tiefen Wasser; Tiefenbereich im Nordatlantik 710 bis 5000 m. — In der Arktis nicht selten vor Franz-Josef-Land. Westlich und östlich von Grönland und vor Norwegen südlich der Lofoten vorkommend, um Island fehlend (A. NØRVANG 1945, S. 74, Tabelle II). — Kara-See nur in St. Anne's Trough (Z. G. STSCHEDRINA 1938, S. 321).

Weitere eigene Funde:
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: In der nördlichsten Nordsee auf wenigen Stationen, Spuren bis 1%.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Trochammina sp. aff. *Trochammina squamata* Jones und Parker
(Tafel IV, Fig. 8a und b)

Barents-See: Nur auf Station 9 in 480 m 2 (+%) Exemplare. Größe und Form wie bei *Trochammina squamata*, hier aber statt 3 Umgängen 4, außerdem nicht aufgebläht, sondern Kammern bis zur letzten Kammer gleichmäßig dick. Ventralseite gleich.

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 1 Exemplar, 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 2 Exemplare (+%).
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 422 (65°05′ N, 54°45′ W, 300 m) 1 Exemplar.
Nordsee: Sehr selten.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Trochammina nitida Brady
(Tafel IV, Fig. 9a und b)

Trochammina nitida H. B. Brady 1884, S. 339 und Tafel XLI, Fig. 5 und 6

Barents-See: Nur auf Station 22 in 350 m 6 Exemplare (4%).

Verbreitung:
Sehr seltene Art (J. A. Cushman 1948, S. 43). — Vor Franz-Josef-Land in 204 m, im Flachwasser vor Nowaja Semlja, vor der norwegischen Küste südlich Bukken in 275—385 m und im Osterfjord in 180 m (H. B. Brady 1884, S. 340). - Kara-See, Ostküste vor Kap Sterlegow in 38 m (S. Awerinzew 1911). — Ostgrönland und Norwegen südlich der Lofoten (A. Nørvang 1945, S. 75, Tabelle II).

Weitere eigene Funde:
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: Nur in der nördlichen Nordsee auf drei Stationen, maximal bis 1%.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Trochammina nana Brady
(Tafel IV, Fig. 10a und b)

Haplophragmium nanum H. B. Brady 1884, S. 311 und Tafel XXXV, Fig. 6—8

Barents-See: Auf Station 8 in 240 m 1 (+%) und auf Station 13 in 280 m 3 (1%) Exemplare.

Verbreitung:

Arktische Meere, besonders vor Franz-Josef-Land in 79 bis 80° N; hier in Tiefen zwischen 162 und 265 m außerordentlich häufig. Vor der Westküste von Nowaja Semlja in 100 bis 400 m Tiefe (H. B. BRADY 1884, S. 312). — Barents-See westlich der Kolgujew-Insel in 85 m, Kara-See in 38 m, Golf von Taimyr in 28 m, Nordenskiöld-See in 60 m, nördlich der Neusibirischen Inseln in 35 m Tiefe (S. AWERINZEW zit. nach J. A. CUSHMAN 1948, S. 43); im kanadischen Arktisgebiet weit verbreitet (J. A. CUSHMAN 1948, S. 43.). — Vor Ostgrönland und Norwegen nördlich und südlich der Lofoten (A. NØRVANG 1945, S. 75, Tabelle II).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 2 Exemplare (1%).
Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 5 Exemplare (2%).
Nordsee: Südliche Nordsee selten, mittlere Nordsee häufiger, nördliche Nordsee bis 2%.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Lagena spec. aff. *Lagena oblonga* REUSS
(Tafel V, Fig. 3a und b)

Barents-See: Auf Station 6 in 160 m 2 Exemplare (+%), auf Station 9 in 480 m 1 (+%) und auf Station 26 in 260 m 2 (+%) Exemplare. Länglich, oval, wenig transparent. Sipho im Innern der Schale bis zur Hälfte sichtbar. Dünne, schmale Randleiste; Mündung: sehr kleiner und schmaler Schlitz. Die Form ähnelt *Lagena oblonga* (REUSS 1862), doch ist die Schale — im Gegensatz zur *Lagena oblonga* REUSS — mit gleichmäßig kreisrunden Vertiefungen versehen. Durchmesser 200 μ.

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:

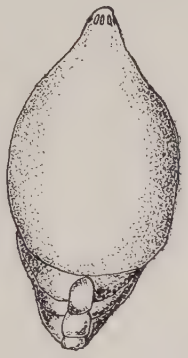
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8° bis +3,6° C), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 900 m, t_B: +0,6° bis +7,9° C), 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C), 826 (63°35′ N, 10°24′ W, 500 m, t_B: —0,6° bis + 0,8° C) jeweils wenige Exemplare (+%). „Anton-Dohrn"-Station 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 7 Exemplare (+%) und 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 1 Exemplar (+%).
Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 8 Exemplare (+%).
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

→

Tafel V

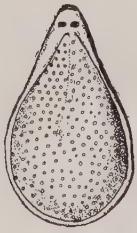
1a und b *Robulus acutauricularis* FICHTEL u. MOLL 90×; 2 *Lagena striata* D'ORBIGNY 44×; 3a und b *Lagena* spec. aff. *L. oblonga* REUSS 40×; 4a und b *Lagena laevigata* REUSS 100×; 5 *Lagena apiculata* REUSS 94×; *Lagena nebulosa* CUSHMAN 85×; 7 *Lagena sulcata* WALKER u. JACOB 62×; 8 *Lagena hexagona* WILLIAMSON 62×; 9 *Lagena orbignyana* SEGUENZA 62×; 10 *Lagena marginata* WALKER u. BOYS 62×; 11 *Lagena squamosa* MONTAGU 40×; 12 *Lagena perlucida* WILLIAMSON 62×; 13 *Lagena laevis* MONTAGU 62×; 14 *Lagena melo* D'ORBIGNY 62×.

1a



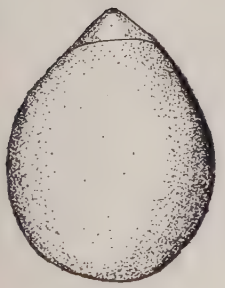
1b

2



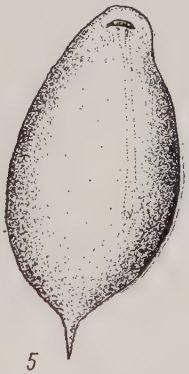
3a

3b

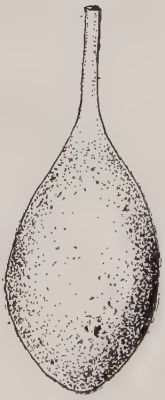


4a

4b



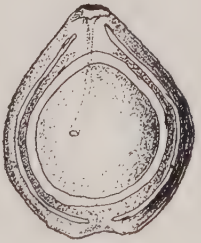
5



6

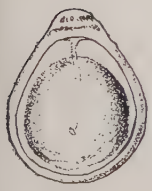
7

8

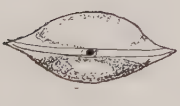


9

11



10a



10b

12

13

14

Lagena laevigata REUSS
(Tafel V, Fig. 4a und b)

Lagena laevigata H. B. BRADY 1884, S. 473 und Tafel LXIV, Fig. 8a und b

Barents-See: Auf Station 6 in 160 m 3 (+%), auf Station 9 in 480 m 4 (+%), auf Station 25 in 450 m 2 (1%) und auf Station 26 in 260 m 2 Exemplare (+%).

Verbreitung:

Vor Nord- und Ostisland in 38 bis 94 m, selten; vor Norwegen südlich der Lofoten, bei Nowaja Semlja, Franz-Josef-Land und um die Britischen Inseln. — Kosmopolitisch. — Vertikale Verbreitung: Litoralzone bis 5700 m (A. NØRVANG 1945, S. 19 und S. 76, Tabelle II).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3 bis +5,9° C), 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8° bis +0,8° C), 826 (63°35′ N, 10°24′ W, 500 m, t_B: —0,6° bis +0,8° C) und 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: —0,5° bis +0,8° C) jeweils einige Exemplare (+%).

Ostgrönländischer Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Outer Silver Pit und Dogger Bank Spuren bis 2%, mittlere und nördliche Nordsee auf einigen Stationen, aber stets nur in Spuren.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: „Gauss"-Station (65°54,9′ N, 0°04,5′ O, 3040 m, t_B: —0,58° C) 2 Exemplare (1%).

Lagena orbignyana SEGUENZA
(Tafel V, Fig. 9)

Lagena orbignyana H. B. BRADY 1884, S. 484 und Tafel LIX, Fig. 1, 18, 24—26

Barents-See: Auf Station 6 in 160 m 3 Exemplare (+%), auf Station 9 in 480 m 2 (+%) und auf Station 26 in 260 m 1 (+%) Exemplar.

Verbreitung:

Hauptsächlich boreale Teile des Nordatlantik. Vor Ostisland in 180 m, selten; Norwegen südlich der Lofoten, Britische Inseln (A. NØRVANG 1945, S. 21 und 76, Tabelle II). — Vertikale Verbreitung von der Litoralzone bis mehr als 5500 m (H. B. BRADY 1884, S. 485).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 62°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 43 Exemplare (+%). Auf „Anton-Dohrn"- Station 810 (62°32′ N, 5°3′ W, 400 m, t_B: +6,12° C) 2 Exemplare (+%), auf 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 14 Exemplare (+%) und auf vielen anderen Stationen meist in +%.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 5 Exemplare (2%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 3 Exemplare (+%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 14 Exemplare (2%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 3 Exemplare (+%).

Nordsee: Nur nördliche Nordsee, sehr selten; im Übergang zum Europäischen Nordmeer häufiger, im Durchschnitt etwa 1%, maximal bis 2%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2349 (56°22′ N, 32°40′ W, 2340 m, t_B: +3,11° C) 1 Exemplar (+%), Station 2344 (56°26,0′ N, 41°39,0′ W, 3410 m, t_B: +3,52° C) in geringer Anzahl.

Europäisches Nordmeer: —

Lagena marginata Walker und Boys
(Tafel V, Fig. 10)

Lagena marginata H. B. Brady 1884, S. 476 und Tafel LIX, Fig. 21—23

Barents-See: Auf Station 7 in 220 m 2 (2%), auf Station 8 in 240 m 5 (2%), auf Station 9 in 480 m 10 (1%), auf Station 10 in 190 m 1 (+%), auf Station 13 in 280 m 3 (1%), auf Station 16 in 270 m 1 (+%), auf Station 17 in 58 m 2 (+%), auf Station 18 in 380 m 7 (2%), auf Station 19 in 275 m 6 (2%), auf Station 20 in 280 m 1 (1%), auf Station 23 in 400 m 1 (+%), auf Station 26 in 260 m 2 (+%) und auf Station 27 in 410 m 2 (+%).

Verbreitung:

Vor West- und Ostgrönland; vor West-, Nordwest-, Nord- und Ostisland in 38 bis 198 m, selten. Vor Südisland und bei den Färöer fehlend. Norwegen nördlich und südlich der Lofoten (A. Nørvang 1945, S. 20 und S. 76, Tabelle II). — Vertikale Verbreitung von der Litoralzone bis 5700 m (H. B. Brady 1884, S. 477).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°36,6′ N, 2°50′ W in 175 m 1 (+%), auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 3 Exemplare (+%), „Anton-Dohrn"-Station 819 (62°40′ N, 14°20′ W, 1620 m, t_B: +2,8° bis +3,6° C), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 900 m, t_B), +0,6° bis +7,9° C), 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C), 823 (63°16′ N, 11°37′ W, 424 m, t_B: +0,3° bis +5,7° C), 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8° bis +0,8° C, und 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: +0,5° bis +0,8° C) +%. Auf „Anton-Dohrn"Station 818 (62°56′ N, 11°26′ W, 504 m, t_B: +2,38° C) 2 (+%) und auf „Anton-Dohrn"-Station 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,32° C) 16 Exemplare (+%). Auf vielen anderen Stationen in stets nur geringer Anzahl.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 42 (1%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 13 Exemplare (6%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 50 (4,5%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 48 Exemplare (8%).

Davis-Straße: —

Nordsee: Südliche Nordsee fehlend, nördliche Nordsee sehr selten.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2344 (56°26,0′ N, 41°39,0′ W, 3410 m, t_B: +2,53° C) in geringer Anzahl.

Lagena cf. *Lagena amphora* Reuss
(Textfig. Abb. 11)

Barents-See: Nur auf Station 1 in 92 m 3 Exemplare (+%). — Form rund, oval, gestreckt; Mündung mit einem Wulst versehen; 8 doppelleistige glasklare Längsrippen, nicht unterbrochen; Oberfläche matt, weiß. *Lagena amphora* Reuss hat 12 bis 14 Leisten, ist langgestreckter und hat keinen Mündungswulst (A. E. Reuss 1863, Tafel IV, Fig. 57).

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

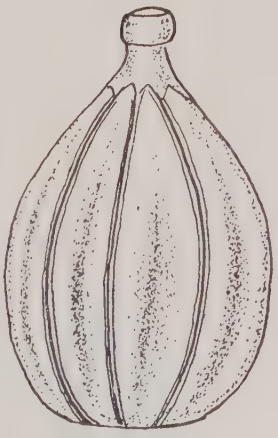
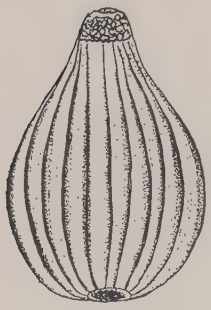


Abb. 11. *Lagena* sp. cf. *Lagena amphora* Reuss. 120×.



1

2

4a

4b

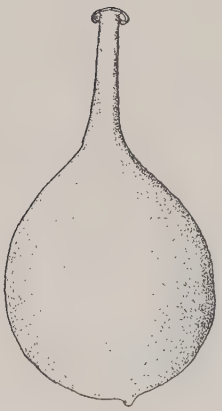
3a

3b

5

6

7



8

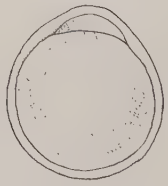
9

10a

10b

11a

11b



12a

12b

Nonion zaandamae van Voorthuysen
(Tafel VII, Fig. 7a und b)

Nonion zaandamae A. R. Loeblich und H. Tappan 1953, S. 88 und Tafel 16, Fig. 11 und 12

Barents-See: Auf allen Stationen außer 1, 3, 6, 11, 14, 17, 19 und 27. Auf den Stationen 18 in 380 m 152 (38%), 20 in 280 m 20 (26%), 22 in 350 m 22 (15%) und 23 in 400 m 27 (22%) Hauptform, auf den Stationen 8 in 240 m 28 (18%), 24 in 425 m 186 (23%) und 25 in 450 m 26 (19%) in der Häufigkeit an zweiter Stelle.

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 10 Exemplare (1%). „Anton-Dohrn"-Station 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) 13 (+%), 818 (62°56′ N, 11°26′ W, 504 m, t_B: +2,38° C) 5 (6%), 810 (62°32′ N, 5°03′ W, 400 m, t_B: +6,12° C) 3 (1%), 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m, t_B: +4,82° C) 4 (2%), 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 22 (22%), 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 7 (1%), 823 (63°16′ N, 11°37′ W, 424 m, t_B: +0,3° bis +5,7° C) 5%, 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8° bis +0,8° C) 3%, 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: —0,5° bis +0,8° C) +%, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 42 (13%), 252 (64°06′ N, 13°04′ W, 220 m, t_B: +7,58° C 2 (5%). Auf 66°23,8′ N, 14°02,4′ W in 127 m 3 Exemplare (1%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 35 (2%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 32 (16%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 53 (5%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 65 Exemplare (10%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 1 (+%) und 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 10 (1%).

Nordsee: In der nördlichen Nordsee auf einzelnen Stationen; meist nur Spuren bis 1%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2349 (56°22′ N, 32°40′ W, 2340 m, t_B: +3,11° C) 1 (+%), 2344 (56°26′ N, 41°39,0′ W, 3410 m, t_B: +2,53° C) +%.

Europäisches Nordmeer: —

Nonion labradoricum Dawson
(Tafel VII, Fig. 8a und b)

Nonion labradoricum J. A. Cushman 1948, S. 53 und Tafel 6, Fig. 2a und b

Barents-See: Auf Station 4 in 200 m 8 (4%), auf Station 5 in 165 m 4 (2%), auf Station 6 in 160 m 3 (1%), auf Station 8 in 240 m 3 (1%), auf Station 9 in 480 m 1 (+%) und auf Station 10 in 190 m 3 Exemplare (3%).

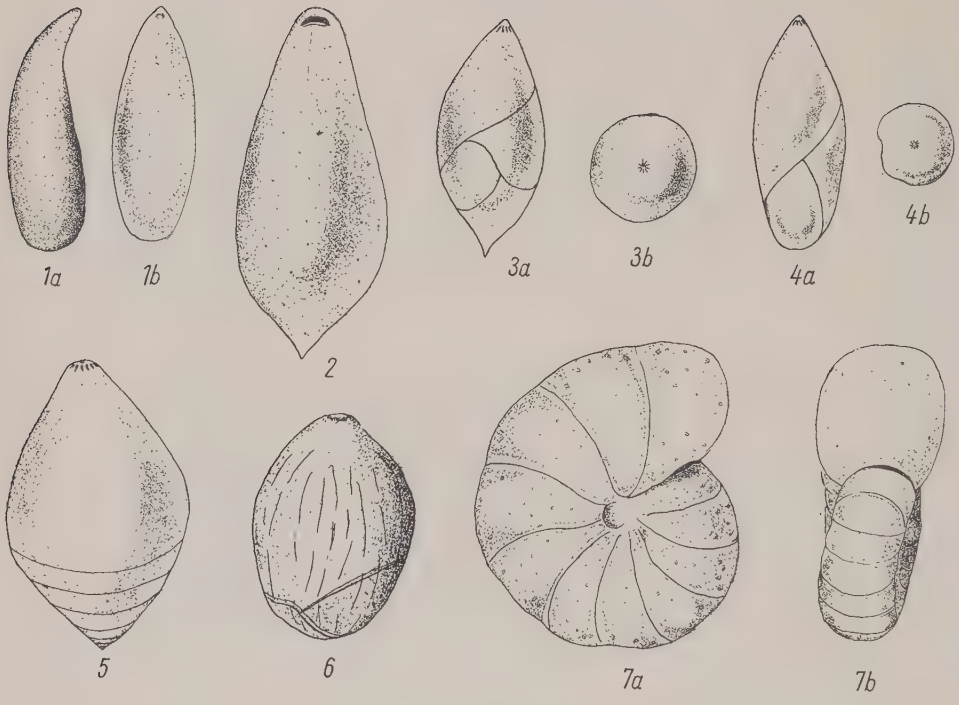
Verbreitung:

Vor allem arktische Teile des Nordatlantik (J. A. Cushman 1948, S. 53). — Bekannt hauptsächlich aus dem westlichen Nordatlantik, z. B. aus dem St.-Lawrence-Golf und dem Kaltwassergebiet vor Neuengland; vor Westgrönland, vor Nordwest-, Nord- und Ostisland in 38 bis 365 m;

←

Tafel VI

1 *Lagena costata* Williamson 62×; 2 *Lagena stelligera* Brady 62×; 3a und b *Lagena distoma* Parker u. Jones 62×; 4a und b *Lagena globosa* Montagu 62×; 5 *Lagena catenulata* Williamson 62×; 6 *Lagena lagenoides* Williamson 62×; 7 *Lagena semistriata* Williamson 62×; 8 *Lagena parri* Loeblich u. Tappan 62×; *Lagena setigera* Millett 62×; 10a *Lagena apiopleura* Loeblich u. Tappan 62×; 10b *Lagena apiopleura* Loeblich u. Tappan Zwillingsform 62×; 11a und b *Fissurina cucurbitasema* Loeblich u. Tappan 62×; 12a und b *Parafissurina marginata* Wiesner 62×.


1a
1b
2
3a
3b
4a
4b
5
6
7a
7b
8a
8b
9a
9b
10a
10b
11b
12a
12b
13a
13b
13c

vor Bergen; Nowaja Semlja (A. Nørvang 1945, S. 27/28 und S. 77, Tabelle II). — Kara-See westlich der Taimyr-Halbinsel sehr häufig, weniger zahlreich in der Südwestregion, in den übrigen Teilen fehlend (Z. G. Stschedrina 1938, S. 321). — Zwei Stationen im Europäischen Nordmeer, selten (H. Holtedahl 1959, S. 22).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) 1 (+%), 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 1 (+%), 823 (63°16′ N, 11°37′ W, 424 m, t_B: +0,3° bis 0,7° C) +%, 824 (63°25′N, 11°02′ W, 400 m, t_B: −0,8° bis +0,8° C) +%, 827 (63°45′ N, 9°44′ W, 615 m, t_B: −0,5° bis +0,8° C) +%, 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: −0,5° bis +0,8° C) +%, 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: −0,8° C) +%, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 5 (1%), 252 (64°06′ N, 13°04′ W, 220 m, t_B: +7,58° C) 3 (1%). Auf 66°27,5′ N, 14°34,2′ W in 100 m 2 (+%), auf Station 66°26,0′ N, 17°09,6′ W in 25 m 3 (+%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 6 (+%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 4 (+%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 12 Exemplare (1%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 4 (1%).

Nordsee: Nördliche Nordsee in einigen wenigen Proben Spuren bis 1%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Nonion spec.

(Tafel VII, Fig. 13a—c)

Barents-See: Nur auf Station 9 in 480 m 1 Exemplar (+%). — Dorsalseite: Kammerung deutlich sichtbar, 13 Kammern, ausgeprägter Nabel; Kammern an den Nähten leicht eingeschnürt; dünnschalig, halbtransparent, ältere Exemplare porzellanartig, weiß. Ventralseite: letzte Kammer weit nach unten übergreifend, etwas aufgebläht, aber nicht so ausgeprägt wie bei *Nonionella turgida* Williamson. Durchmesser 900 μ.

Verbreitung: ?

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 1 Exemplar (+%).

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: In der nördlichen Nordsee auf einigen Stationen in Spuren.

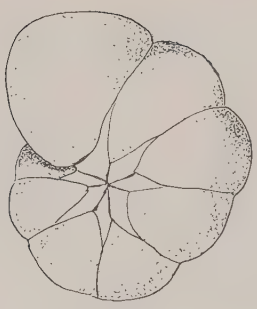
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland:

Europäisches Nordmeer: —

←

Tafel VII

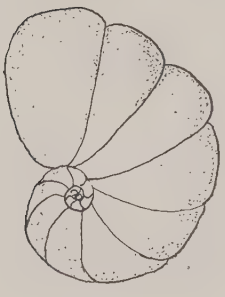
1a und b *Parafissura fusuliformis* Loeblich u. Tappan 62×; 2 *Parafissurina tectulostoma* Loeblich u. Tappan 62×; 3a und b *Pyrulina fusiformis* Roemer 62×; 4a und b *Pyrulina gutta* d'Orbigny 62×; 5 *Glandulina laevigata* d'Orbigny 32×; 6 *Polymorphina myristiformis* Williamson 62×; 7a und b *Nonion zaandamae* van Voorthuysen 62×; 8a und b *Nonion labradoricum* Dawson 32×; 9a und b *Nonion boueanum* d'Orbigny 62×; 10a und b *Nonion depressulum* Walker u. Jacob 62×; 11a und b *Nonion pompilioides* Fichtel u. Moll 32×; 12a und b *Nonion pauperatum* Balkwill u. Wright 62×; 13a—c *Nonion* spec. 62×.


1a

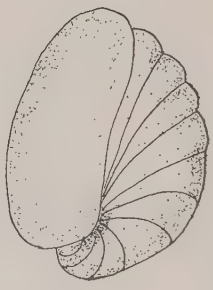
1b

2a

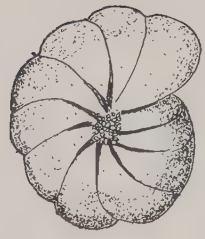
2b


3a

3b


4a

4b


5a

5b

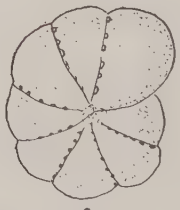
6a

6b

7

8a

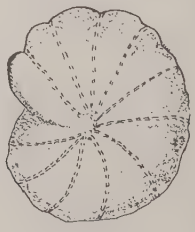
8b


9a

9b

10

11


12

Astrononion gallowayi Loeblich und Tappan
(Tafel VIII, Fig. 1a und b)

Astrononion gallowayi A. R. Loeblich und H. Tappan 1953, S. 90 und Tafel 17, Fig. 4—7

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 12 (2%), auf Station 4 in 200 m 2 (1%), auf Station 6 in 160 m 6 (1%), auf Station 8 in 240 m 9 (4%), auf Station 9 in 480 m 4 (+%), auf Station 10 in 190 m 2 (2%), auf Station 13 in 280 m 20 (4%), auf Station 15 in 320 m 3 (3%), auf Station 16 in 270 m 1 (+%), auf Station 17 in 58 m 16 (2%), auf Station 23 in 400 m 2 (2%), auf Station 25 in 450 m 16 (1%), auf Station 26 in 260 m 2 (2%), auf Station 27 in 410 m 92 (21%). — A. R. Loeblich und H. Tappan (1953, S. 90/91) haben unter *Astrononion gallowayi Astrononion stellatum* Cushman und Edwards und *Astrononion stelligerum* d'Orbigny zusammengefaßt.

Verbreitung:

Aus dem kanadischen und grönländischen Arktisbereich wurde *Astrononion stelligerum* auf einer ganzen Anzahl von Stationen gefunden (J. A. Cushman 1948, S. 55). — Kara-See verbreitet, außer in dem Gebiet westlich der Taimyr-Halbinsel und dem Südwestteil (Z. G. Stschedrina 1938, S. 321). — *Astrononion stellatum*: Vor West-, Nordwest-, Nord-, Ostisland in Tiefen zwischen 21 und 130 m, aber im allgemeinen selten; vor Südisland, bei den Färöer und Norwegen nördlich und südlich der Lofoten fehlend; Verbreitung um Grönland nicht bekannt (A. Nørvang 1945, S. 26/27 und S. 77, Tabelle II).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 810 (62°32′ N, 5°03′ W, 400 m, t_B: +6,12° C) 1 (+%), 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m, t_B: +4,82° C) 1 (+%), 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 2 (4%). Auf 62°20′ N, 7°13,9′ W in 98 m 1 Exemplar (+%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 22 (2%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 7 (3%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 11 (1%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 16 Exemplare (3%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 422 (65°05′ N, 54°45′ W, 300 m) 1 (+%), 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 3 (2%).

Nordsee: Örtlich (z. B. Fladengrund) bis zu 10%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Nonionella turgida Williamson
(Tafel VIII, Fig. 3a und b)

Nonionina turgida H. B. Brady 1884, S. 731 und Tafel CIX, Fig. 17—19

Barents-See: Auf Station 9 in 480 m 2 (+%) und auf Station 23 in 400 m 1 (+%).

←

Tafel VIII

1a und b *Astrononion gallowayi* Loeblich u. Tappan 62×; 2a und b *Nonionella atlantica* Cushman 62×; 3a und b *Nonionella auricula* Heron-Allen u. Earland 62×; 4a und b *Nonionella turgida* Williamson 62×; 5a und b *Elphidium orbiculare* Brady 32×; 6a und b *Elphidium incertum* Williamson 65×; 7 *Elphidium incertum* Williamson var. *clavatum* Cushman 60×; 8a und b *Elphidium clavatum* Cushman 60×; 9a und b *Elphidium bartletti* Cushman 60×; 10 *Elphidium excavatum* Terquem 65×; 11 *Elphidium subarcticum* Cushman 65×; 12 *Elphidiella arctica* Parker u. Jones 65×.

Verbreitung:

Anscheinend eine mehr boreale Form. Britische Inseln, vor der französischen Küste, vor der Atlantikküste der USA. — Vor Nord-, Süd- und Westisland in 109 bis 240 m, selten; Norwegen südlich der Lofoten; vor Ost- und Westgrönland fehlend. Vertikale Verbreitung bis 300 m, doch gewöhnlich flacheres Wasser bevorzugt (A. NØRVANG 1945, S. 29 und S. 77, Tabelle II). — Von Nowaja Semlja in 400 m (J. A. CUSHMAN 1948, S. 55).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 5 Exemplare (+%), auf 62°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 3 (+%) und auf 62°56′ N, 11°26′ W in 504 m 1 Exemplar (+%). „Anton-Dohrn"-Station 827 (63°45′ N, 9°44′ W, 615 m, t_B: —0,5° bis +0,6° C) +%.

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 3 (2%) und 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 1 (+%).

Nordsee: Selten.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Elphidium orbiculare BRADY

(Tafel VIII, Fig. 5a und b)

Nonionina orbicularis H. B. BRADY 1884, S. 727 und Tafel CIX, Fig. 20 und 21

Barents-See: Nur auf Station 1 in 92 m 6 (1%) und auf Station 6 in 160 m 3 (+%).

Verbreitung:

Vor Nowaja Semlja in 100 m, Hudson-Bay (J. A. CUSHMAN 1948, S. 54). — Färöer-Kanal in 1160 m, westlich von Schottland (H. B. BRADY 1884, S. 727). — Norwegische Rinne auf 58°22,7′ N, 5°47,6′ O in 230 m in einem Stoßröhrenkern 0,7 bis 18,8% (W. LANGE 1956, S. 77).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Nur auf „Anton-Dohrn"-Station 823 (63°16′ N, 11°37′ W, 424 m, t_B: +0,3° bis +5,7° C) +%.

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Sehr selten.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland; —

Europäisches Nordmeer: —

Elphidium incertum WILLIAMSON

(Tafel VIII, Fig. 6a und b)

Elphidium incertum J. A. CUSHMAN 1948, S. 50 und Tafel 6, Fig. 7

Barents-See: Auf Station 2 in 120 m 17 (9%), auf Station 3 in 170 m 17 (17%), auf Station 4 in 200 m 20 (11%), auf Station 6 in 160 m 53 (8%), auf Station 7 in 220 m 53 (50%), auf Station 16 in 270 m 33 (9%), auf Station 17 in 58 m 7 (1%), auf Station 19 in 275 m 1 (+%), auf Station 20 in 280 m 3 (4%), auf Station 21 in 405 m 2 (2%), auf Station 22 in 350 m 8 (5%), auf Station 23 in 400 m 1 (+%), auf Station 24 in 425 m 8 (1%), auf Station 25 in 450 m 9 (7%), auf Station 26 in 260 m 1 (+%) und auf Station 27 in 410 m 27 (6%).

Verbreitung:

Hauptverbreitung anscheinend auf flaches Wasser in der arktischen und gemäßigten Zone beschränkt. — Ost- und Westgrönland, West-, Nordwest-, Nord-, Ost- und Südisland in 11 bis

240 m; norwegische Küste nördlich und südlich der Lofoten bis zum Nordkap; atlantischer Schelf der USA (A. Nørvang 1945, S. 30/31 und S. 77, Tabelle II). — In der Kara-See nur in St. Anne's Trough (Z. G. Stschedrina 1938, S. 321).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf Station 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 4 (+%), auf Station 60°36,6′ N, 2°50,0′ W in 175 m 3 (1%), auf Station 62°05′ N, 6°24,5′ W in 77 m 2 (+%), auf Station 61°55′ N, 4°25′ W in 460 m 2 (+%). Auf „Anton-Dohrn"-Station 810 (62°32′ N, 5°03′ W, 400 m, t_B: +6,12° C) 1 (+%), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 900 m, t_B: +0,6° bis +7,9° C) im Schlick 11%, im Sand +%, 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C, im Schlick 15%, 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: —0,8° C) 7%, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 16 (3%). Auf Station 66°27,5′ N, 14°34,32′ W in 100 m 2 (+%) und auf Station 66°23,8′ N, 14°02,4′ W in 127 m 12 (4%).

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 1 (+%), 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 2 (+%), 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 40 (2%).

Nordsee: Weit verbreitet, besonders in der südlichen und mittleren Nordsee.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2349 (56°22′ N, 32°40′ W, 2340 m, t_B: +3,11° C) 3 (3%).

Europäisches Nordmeer: —

Elphidium incertum Williamson var. *clavatum* Cushman
(Tafel VIII, Fig. 7)

Ephidium incertum Williamson var. *clavatum* J. A. Cushman 1930, S. 20 und Tafel 7, Fig. 10

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 174 (33%), auf Station 5 in 165 m 43 (15%), auf Station 8 in 240 m 8 (3%), auf Station 9 in 480 m 3 (+%), auf Station 12 in 210 m 2 (2%), auf Station 14 in 145 m 15 (8%).

Verbreitung:

Vor Nordostgrönland, Fox Basin (J. A. Cushman 1948, S. 57).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: Südliche Nordsee zum Teil häufig.
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Elphidium clavatum Cushman
(Tafel VIII, Fig. 8a und b)

Elphidium clavatum A. R. Loeblich und H. Tappan 1953, S. 98 und Tafel 19, Fig. 8—10

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 19 (4%), auf Station 6 in 160 m 140 (22%), auf Station 10 in 190 m 9 (8%), auf Station 13 in 280 m 3 (1%), auf Station 17 in 58 m 4 (+%), auf Station 19 in 275 m 16 (11%), auf Station 23 in 400 m 5 (4%), auf Station 24 in 425 m 75 (9%). auf Station 26 in 260 m 7 (1%).

Verbreitung:

Etwa wie bei *Elphidium incertum* Williamson var. *clavatum* Cushman.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°28,4′ N, 1°28,4′ W in 22 m 12 (1%), auf 60°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 28 (1%), auf 61°55′ N, 4°25′ W in 460 m 3 Exemplare (+%). „Anton-Dohrn"-Station 810 (62°32′ N, 5°3′ W 400 m, t_B: +6,12° C) 1 (+%), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 900 m, t_B: +0,6° bis +7,9° C) im Sand +%, 822 (63°05°′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C) im Schlick 4%, 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8° bis +0,8° C) +%. Auf 66°23,8′ N, 14°02,4′ W in 127 m 4 (1%).

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Häufiger, örtlich bis zu 10% und mehr.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland:

Europäisches Nordmeer: —

Elphidium excavatum TERQUEM

(Tafel VIII, Fig. 10)

Elphidium excavatum J. A. CUSHMAN 1918, S. 21 und Tafel 8, Fig. 1—7

Barents-See: Nur auf Station 5 in 165 m 3 (1%), Station 6 in 160 m 39 (5%), Station 19 in 275 m 2 (+%).

Verbreitung:

Skagerrak: Greiferprobe in 57°51,5′ N, 9°34,0′ O (92 m) 2,3%, Stoßröhrenkern in 58°07,6′N, 9°50,7′ O (422 m) 0,7%, Stoßröhrenkern in 58°17,3′ N, 10°52,3′ O (152 m) < 1%, Stoßröhrenkern in 57°55,5′ N, 11°04,5′ O (90 m) 2 bis 2,4% (W. LANGE 1956, S. 77).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 13 Exemplare (1%). „Anton-Dohrn"-Station 252 (64°06′ N, 13°04′ W, 220 m, t_B: +7,58° C) 3 (8%). Auf 66°27,5′ N, 14°34,2′ W in 100 m 1 (+%) und auf 66°23,8′ N, 14°02,4′ W in 127 m 2 (1%).

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Südliche Nordsee weit verbreitet, meist 1—4%; nördliche Nordsee selten.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Angulogerina fluens TODD

(Tafel IX, Fig. 14a und b)

Angulogerina fluens A. R. LOEBLICH und H. TAPPAN 1953, S. 112 und Tafel 20, Fig. 10—12

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 28 (5%), auf Station 3 in 170 m 1 (+%), auf Station 4 in 200 m 4 (2%), auf Station 5 in 165 m 1 (+%), auf Station 6 in 160 m 2 (+%), auf Station 8 in 240 m 3 (1%), auf Station 9 in 480 m 36 (4%),

---

→

Tafel IX

1a und b *Buliminella elegantissima* D'ORBIGNY 65×; 2a und b *Bulimina fusiformis* WILLIAMSON 65×; 3a und b *Bulimina marginata* D'ORBIGNY 65×; 4a und b *Globobulimina turgida* BAILEY 18×; 5a und b *Globobulimina auriculata* BAILEY 18×; 6 *Virgulina schreibersiana* CZIZEK 32×; 7 *Bolivina tortuosa* BRADY 60×; 8 *Bolivina robusta* BRADY 60×; 9a und b *Bolivina punctata* D'ORBIGNY 60×; 10a und b *Bolivina spathulata* WILLIAMSON 60×; 11a und b *Bolivina gramen* D'ORBIGNY 60×; 12a und b *Uvigerina peregrina* CUSHMAN 20×; 13 *Uvigerina striata* D'ORBIGNY 40×; 14a und b *Angulogerina fluens* TODD 40×; 15a und b *Angulogerina angulosa* WILLIAMSON 40×; 16a—c *Patellina* spec. aff. *Pat. antarctica* PARR 65×.

1a
1b
2a
2b
3a
3b
4a
4b
5a
5b
6
7
8
9a
9b
10a
10b
11a
11b
12a
12b
13
14a
14b
15a
15b
16a
16b
16c

auf Station 10 in 190 m 2 (2%), auf Station 14 in 145 m 13 (7%), auf Station 15 in 320 m 8 (7%), auf Station 16 in 270 m 35 (10%), auf Station 17 in 58 m 29 (3%), auf Station 19 in 275 m 3 (2%), auf Station 20 in 280 m 1 (1%), auf Station 21 in 405 m 12 (9%), auf Station 23 in 400 m 2 (2%), auf Station 25 in 450 m 5 (4%), auf Station 26 in 260 m 28 (4%) und auf Station 27 in 410 m 69 (16%).

Verbreitung?

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°06,8′ N, 1°10,9′ W in 30 m 2 (+%), auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 12 (1%), auf 60°18,3′ N, 1°48,5′ W in 60 m 58 (16%), auf 60°27,2′ N, 1°35,7′ W in 44 m 7 (1%), auf 62°05′ N, 6°24,5′ W in 77 m 45 (6%), auf 63°24,2′ N, 19°25,0′ W in 60 m 12 (28%), auf 61°55′ N, 4°25′ W in 460 m 35 (1%), auf 62°20′ N, 7°13,9′ W in 98 m 3 (+%) und auf 62°26′ N, 6°44,4′ W in 102 m 3 (1%). „Anton-Dohrn"-Station 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 11 (1%), 817 (62°56′ N, 10°12′ W, 480 m, t_B: +1,36° C) 10 (8%), 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis 5,9° C) 1%, 823 (63°16′ N, 11°37′ W, 424 m, t_B: +0,3 bis 5,7° C) 1%, 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: −0,8° bis +0,8° C) 3%, 826 (63°35′ N, 10°24′ W, 500 m, t_B: −0,6° bis +0,8° C) 10%, 827 (63°45′ N, 9°44′ W, 615 m, t_B: −0,5° bis +0,8° C) 13%, 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: −0,5° bis +0,8° C) 3%, 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: −0,8° C) 1%, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 18 (6%). Auf 66°27,5′ N, 14°34,2′ W in 100 m 48 (10%), auf 66°23.8′N, 14°02,4′ W in 127 m 19 (6%) und auf 66°26,0′ N, 17°09,6′ W in 25 m 47 (6%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 19 (1%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 1 (+%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 185 (17%), auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 7 (1%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 422 (65°05′ N, 54°45′ W, 300 m) 2 (1%), 433 (68°12′N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 2 (1%), 432 (68°48′ N, 56°33′W, 310 m, t_B: +2,73° C) 2 (+%), 435 (68°15′ N, 54°38′ W, 100 m) 15 (1%).

Nordsee: Südliche Nordsee fehlend, mittlere Nordsee bis 5%, nördliche Nordsee bis maximal 16%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2344 (56°26′ N, 41°39′W, 3410 m, t_B: +2,53° C) wenige Exemplare (+%).

Europäisches Nordmeer: —

Angulogerina angulosa WILLIAMSON

(Tafel IX, Fig. 15a und b)

Angulogerina angulosa J. A. CUSHMAN 1923, S. 179 und Tafel 41, Fig. 17—20

Barents-See: Auf Station 6 in 160 m 70 (11%), auf Station 8 in 240 m 2 (1%), auf Station 9 in 480 m 93 (11%), auf Station 10 in 190 m 2 (2%), auf Station 11 in 160 m 4 (3%), auf Station 13 in 280 m 95 (22%), auf Station 16 in 270 m 5 (1%), auf Station 17 in 58 m 18 (2%), auf Station 18 in 380 m 20 (5%), auf Station 19 in 275 m 44 (29%), auf Station 21 in 405 m 20 (15%), auf Station 23 in 400 m 3 (3%), auf Station 24 in 425 m 17 (4%) und auf Station 26 in 260 m 34 (5%).

Verbreitung:

An den Küsten Islands überall vorkommend, aber gewöhnlich nur in geringer Anzahl; vor Westgrönland, vor Ostgrönland und bei den Färöer fehlend; Norwegen nördlich und südlich der Lofoten. Hauptverbreitung boreale und lusitanische Bereiche des Nordatlantik. Vertikale Verbreitung von der Litoralzone bis 3300 m (A. NORVANG 1945, S. 37/38 und S. 78, Tabelle II). — J. A. CUSHMAN (1948, S. 66) gibt einige Stationen aus dem kanadischen und grönländischen Arktisbereich sowie eine Anzahl von Fundpunkten vor Nordostgrönland an.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf fast allen Stationen vorhanden; bis zu 47% der benthischen Foraminiferen.

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 38 (3%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 2 (1%); auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 40 (7%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 422 (65°05′ N, 54°45′ W, 300 m, 1 (+%), 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 27 (15%).

Nordsee: In der gesamten Nordsee vorkommend, größte Verbreitung mit maximal 54% in der mittleren Nordsee.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Eponides frigidus Cushman

(Tafel X, Fig. 8a—c)

Eponides frigidus J. A. Cushman 1948, S. 71/72 und Tafel 8, Fig. 7

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 1 (+%), auf Station 3 in 170 m 2 (2%), auf Station 5 in 165 m 5 (2%), auf Station 7 in 220 m 1 (+%), auf Station 8 in 240 m 18 (7%), auf Station 10 in 190 m 8 (7%), auf Station 11 in 160 m 5 (4%), auf Station 14 in 145 m 2 (1%), auf Station 15 in 320 m 17 (15%), auf Station 16 in 270 m 12 (3%), auf Station 20 in 280 m 2 (2%), auf Station 23 in 400 m 17 (14%), auf Station 25 in 450 m 17 (13%), auf Station 26 in 260 m 43 (6%) und auf Station 27 in 410 m 6 (1%).

Verbreitung:

Vor West- und Ostgrönland, vor Nordwest-, Nord-, Ost- und Westisland in 11 bis 240 m, im allgemeinen aber nur selten; vor Südisland fehlend; Norwegen nördlich der Lofoten (A. Nørvang 1945, S. 39 und S. 78, Tabelle II). — Davis-Straße 46 bis 128 m, Baffin-Bay in Tiefe von im allgemeinen weniger als 460 m, vor Nowaja Semlja in 100 bis 400 m, vor Franz-Josef-Land in 163 bis 265 m, Kola-Bucht, Barents-See westlich der Kolgujew-Insel in 85 m (J. A. Cushman 1948, S. 72, s. hier weitere Angaben über Verbreitung in den atlantischen Polarregionen).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 66°27,5′ N, 14°34,2′ W in 100 m 3 Exemplare (+%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 10 (1%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 4 (2%); auf 62°20′ N, 40°20′ W in 250 m 7 (1%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 5 Exemplare (1%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 7 (4%) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 55 (3%).

Nordsee: Nur in der nördlichen Nordsee in einzelnen Proben, meist +%, maximal bis zu 2%.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2344 (56°26,0′ N, 41°39,0′ W, 3410 m, t_B: +2,53° C) wenige Exemplare (+%).

Europäisches Nordmeer: „Gauss"-Station (65°54,9′ N, 0°04,5′ O, 3040 m, t_B: —0,58° C) 5 (3%).

Cassidulina cf. *pulchella* d'Orbigny

(Tafel XI, Fig. 5a und b)

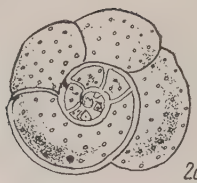
Cassidulina cf. *pulchella* E. Heron-Allen und A. Earland, 1932, S. 357 und Tafel IX, Fig. 19—21

Barents-See: Auf Station 6 in 160 m 1 (+%), auf Station 19 in 275 m 1 (+%) und auf Station 24 in 425 m 2 (+%).

1a

1b

1c


2a

2b

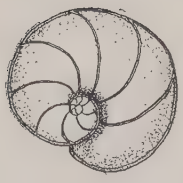
2c

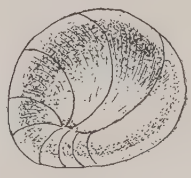
3a

3b

4a

4b

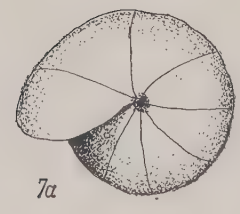

5a

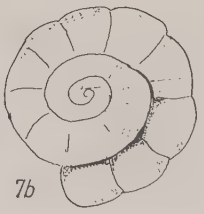

5b

6b

6a

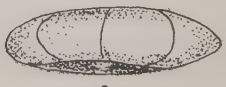
6c

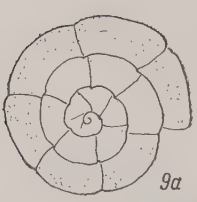

7a

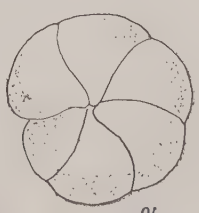

7b

8a

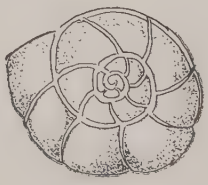
8b


8c


9a


9b

9c


10a

10b

10c

Cassidulina pulchella ist von D'ORBIGNY aus den peruanischen Küstengewässern erstmalig beschrieben worden. E. HERON-ALLEN und A. EARLAND (1932, S. 357) fanden sie dann bei den Falkland-Inseln. Sie ist hier offenbar weit verbreitet. Die von uns gefundenen Formen stimmen in bezug auf den Aufbau der Schale und die Größe völlig mit der von HERON-ALLEN und EARLAND abgebildeten Art überein.

Verbreitung:
Bei den Falkland-Iseln, sonst ?

Weitere eigene Funde:
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: —
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Cassidulina norcrossi CUSHMAN
(Tafel XI, Fig. 6a und b)

Cassidulina norcrossi J. A. CUSHMAN 1933, S. 7 und Tafel II, Fig. 7a—c

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 18 (3%), auf Station 2 in 120 m 3 (2%), auf Station 4 in 200 m 13 (6%), auf Station 5 in 165 m 3 (1%), auf Station 7 in 220 m 4 (4%), auf Station 8 in 240 m 39 (16%), auf Station 9 in 480 m 56 (7%), auf Station 10 in 190 m 5 (4%), auf Station 11 in 160 m 2 (2%), auf Station 12 in 210 m 2 (2%), auf Station 13 in 280 m 23 (5%), auf Station 14 in 145 m 11 (6%), auf Station 15 in 320 m 1 (+%), auf Station 16 in 270 m 28 (8%), auf Station 17 in 58 m 3 (+%), auf Station 19 in 275 m 6 (4%), auf Station 20 in 280 m 18 (24%), auf Station 21 in 405 m 42 (32%), auf Station 23 in 400 m 4 (3%), auf Station 24 in 425 m 125 (15%), auf Station 25 in 450 m 32 (24%), auf Station 26 in 260 m 88 (14%) und auf Station 27 in 410 m 7 (2%).

Verbreitung:
Arktische Form. Nordostgrönland, Kara-See, vor der Küste von Maine (J. A. CUSHMAN 1948, S. 75). — Vor Ostgrönland; Nord- und Ostisland in 38 bis 365 m, selten; vor Westgrönland, Nordwest-, Süd- und Westisland, Färöer und Norwegen nördlich und südlich der Lofoten fehlend (A. NØRVANG 1945, S. 44 und S. 73, Tabelle II). — Im kanadischen und grönländischen Arktisgebiet auf den meisten Stationen hohe Häufigkeitswerte mit bis zu 43% (F. B. PHLEGER 1952, S. 83 und S. 84, Tabelle I). — Im Europäischen Nordmeer auf verschiedenen Stationen teils <5%, teils bis zu 25% (H. HOLTEDAHL 1959, S. 22).

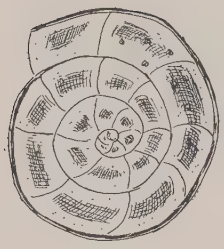
Weitere eigene Funde:
Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°36,6′ N, 2°50,0′ W in 175 m 58 (34%), auf 60°27,2′ N, 1°35,7′ W in 44 m 1 (+%), auf 60°18,3′ N, 1°48,5′ W in 60 m 7 (2%), auf

---

←

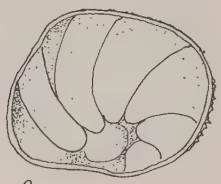
Tafel X

1a—c *Patellina corrugata* WILLIAMSON 65×; 2a—c *Discorbis globularis* D'ORBIGNY var. *bradyi* CUSHMAN 65×; 3a und b *Discorbis orbicularis* TERQUEM 20×; 4a und b *Discorbis vilardeboana* D'ORBIGNY 65×; 5a und b *Discorbis bertheloti* D'ORBIGNY 40×; 6a—c *Discorbis araucana* D'ORBIGNY 62×; 7a und b *Gyroidina soldanii* D'ORBIGNY 40×; 8a—c *Eponides frigidus* CUSHMAN 62×; 9a—e *Eponides umbonatus* REUSS 40×; 10a—c *Eponides repandus* FICHTEL u. MOLL 20×.

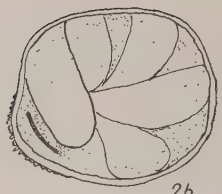


1a

1b

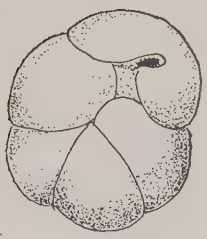


2a

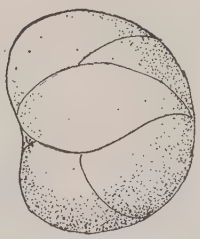


2b

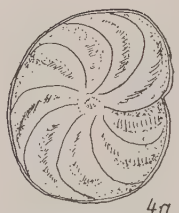
2c



3a

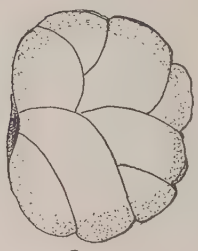


3b

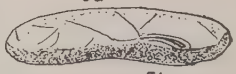


4a

4b



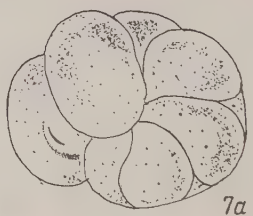
5a



5b

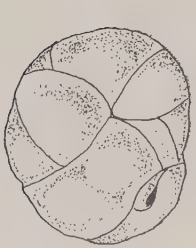
6a

6b



7a

7b



8a

8b

9a

9b

10a

10b

11a

11b

60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 160 m 18 (2%), auf 62°05,0′ N, 6°24,5′ W in 77 m 53 (1%). „Anton-Dohrn"-Station 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) 300 (12%), 818 (62°56′ N, 11°26′ W, 504 m, t_B: +2,38° C) 3 (4%), 810 (62°32′ N, 5°03′ W, 400 m, t_B: +6,12° C) 6 (4%), 817 (62°56′ N, 10°12′ W, 480 m, t_B: +1,36° C) 65 (31%), 816 (62°48′ N, 9°12′ W, 440 m, t_B: +4,31° C) 8 (19%), 821a (63°00′ N, 13°00′ W, 900 m, t_B: +0,6° bis +7,9° C) im Schlick 11%, 822 (63°05′ N, 12°18′ W, 445 m, t_B: +0,3° bis +5,9° C) 4%, 823 (63°16′ N, 11°37′ W, 422 m, t_B: +0,3° bis +5,7° C) 13%, 824 (63°25′ N, 11°02′ W, 400 m, t_B: —0,8 bis +0,8° C) 16%, 826 (63°35′ N, 10°24′ W, 500 m, t_B: —0,6° bis +0,8° C) 15%, 827 (63°45′ N, 9°44′ W, 615 m, t_B: —0,5° bis +0,8° C) 25%, 828 (63°56′ N, 9°02′ W, 750 m, t_B: —0,5° bis +0,8° C) 21%, 829 (64°05′ N, 8°25′ W, 1100 m, t_B: —0,8° C) 18%, 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 28 (9%). Auf 66°27,5′ N, 14°34,2′ W in 100 m 2 (+%), auf 66°23,8′ N, 14°02,4′ W in 127 m 2 (+%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 186 (14%); auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 110 (10%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 4 (1%), 432 (68°48′ N, 56°33′ W, 310 m, t_B: +2,73° C) 1 (+%) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 40 (2%).

Nordsee: In der nördlichen Nordsee etwa ab 59° N und 100 m Tiefe vielfach Hauptform mit bis zu 67% der benthischen Foraminiferen.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Cassidulina islandica Nørvang

(Tafel XI, Fig. 7a und b)

Cassidulina islandica A. Nørvang 1945, S. 41, Textfig. 7 und 8d—f

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 13 (3%), auf Station 5 in 165 m 8 (3%), auf Station 6 in 160 m 4 (1%), auf Station 8 in 240 m 1 (+%), auf Station 11 in 160 m 3 (2%), auf Station 13 in 280 m 1 (+%), auf Station 20 in 280 m 3 (4%), auf Station 21 in 405 m 2 (2%), auf Station 24 in 425 m 2 (+%), auf Station 25 in 450 m 2 (1%) und auf Station 26 in 260 m 12 (2%).

Verbreitung:

Vor Nord- und Ostisland teils selten, teils häufiger in Tiefen zwischen 38 und 220 m (A. Nørvang 1945, S. 41/42). — J. A. Cushman (1948, S. 75) führt diese Art an, gibt aber nur die Islandbeobachtungen von Nørvang wieder. — A. R. Loeblich und H. Tappan (1953, S. 119) fanden sie häufig in ihrem Material vor Point Barrow, Alaska. — Im Europäischen Nordmeer in einer Anzahl von Stationen in wechselnder Häufigkeit (H. Holtedahl 1959, S. 22).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°36,6′ N, 2°50,0′ W in 175 m 5 (3%), auf 60°27,2′ N, 1°35,7′ W in 44 m 5 (1%), auf 60°28,4′ N, 1°28,4′ W in 22 m 4 (+%), auf 60°06,8′ N, 1°10,9′ W in 30 m 2 (1%) und auf 60°15,24′ N, 13°18,12′ W in 180 m 185 Exemplare (18%). „Anton-Dohrn"-Station 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) 13 (+%), 831 (64°33′ N, 11°03′ W, 400 m, t_B: +0,61° C) 16 (5%), 252 (64°06′ N, 13°04′ W, 220 m, t_B: +7,58° C) 2 (5%). Auf 66°23,8′ N, 14°02,9′ W in 127 m 15 (5%) und auf 66°26,0′ N, 17°09,6′ W in 25 m 9 (1%).

←

Tafel XI

1a und b *Höglundina elegans* d'Orbigny 40×; 2a—c *Cassidulina carinata* Silvestri 62×; 3a und b *Cassidulina subglobosa* Brady 32×; 4a und b *Cassidulina curvata* Phleger u. Parker 50×; 5a und b *Cassidulina* cf. *pulchella* d'Orbigny 50×; 6a und b *Cassidulina norcrossi* Cushman 32×; 7a und b *Cassidulina islandica* Nørvang 50×; 8a und b *Cassidulina islandica* Nørvang var. *nørvangi* Thalmann 95×; 9a und b *Cassidulina teretis* Tappan 32×; 10a und b *Cassidulina crassa* d'Orbigny 50×; 11a und b *Cassidulina larvigata* d'Orbigny 50×.

Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: —
Nordsee: In der nördlichen Nordsee vorkommend, aber nur in geringer Anzahl (~1%).
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2344 (56°26,0′ N, 41°39,0′ W, 3410 m, t_B: +2,53° C) wenige Exemplare (+%).
Europäisches Nordmeer: —

Cassidulina islandica Nørvang var. *nörvangi* Thalmann
(Tafel XI, Fig. 8a und b)

Cassidulina islandica Nørvang forma *minuta* A. Nørvang 1945, S. 42, Fig. 8a—c

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 5 (1%), auf Station 2 in 120 m 1 (+%), auf Station 3 in 170 m 1 (1%), auf Station 4 in 200 m 2 (1%), auf Station 5 in 165 m 6 (2%), auf Station 7 in 220 m 4 (4%), auf Station 8 in 240 m 28 (12%), auf Station 9 in 480 m 10 (1%), auf Station 10 in 190 m 1 (+%), auf Station 12 in 210 m 3 (2%), auf Station 15 in 320 m 6 (5%), auf Station 16 in 270 m 32 (9%) und auf Station 23 in 400 m 14 (12%).

Einzelne Autoren rechnen diese Form zu *Cassidulina islandica* Nørvang (A. R. Loeblich und H. Tappan 1953, S. 119, s. auch J. A. Cushman 1948, S. 76).

Verbreitung:

Vor Westisland in 37 und in 28 bis 30 m Tiefe je 1 Exemplar (A. Nørvang 1945, S. 43 und S. 78, Tabelle II). — Weitere Hinweise über die Verbreitung s. A. R. Loeblich und H. Tappan (1953, S. 119). — Im kanadischen und grönländischen Arktisbereich auf vielen Stationen vorkommend, größte Häufigkeit (bis zu 33%) in Dundas Harbour (F. B. Phleger 1952, S. 83).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: —
Ostgrönland-Schelf: —
Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 10 (3%) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 2 Exemplare (+%).
Nordsee: In der nördlichen Nordsee weit verbreitet; besonders nordöstlich der Shetlands auf den meisten Stationen Hauptform (bis zu 38%).
Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —
Europäisches Nordmeer: —

Cassidulina laevigata d'Orbigny
(Tafel XI, Fig. 11a und b)

Cassidulina laevigata J. A. Cushman 1922, S. 122, Tafel 24, Fig. 4

Barents-See: Auf Station 18 in 380 m 32 (8%), auf Station 19 in 275 m 2 (1%), auf Station 22 in 350 m 13 (9%), auf Station 23 in 400 m 2 (2%).

Verbreitung:

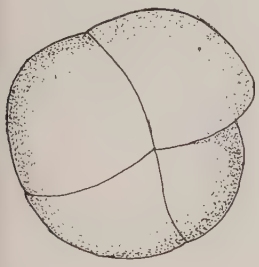
Vor West- und Ostgrönland, vor Nordwest-, Nord-, Ost- und Westisland, Norwegen südlich der Lofoten; Norwegen nördlich der Lofoten ?; um Island in Tiefen zwischen 28 und 260 m, im

---

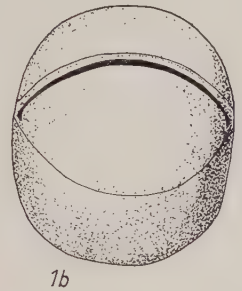
→

Tafel XII

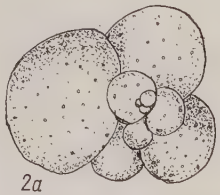
1a und b *Pullenia sphaeroides* d'Orbigny 40×; 2a—c *Globigerina bulloides* d'Orbigny 25×; 3a—c *Globigerina eggeri* Rhumbler 25×; 4a—c *Globigerinoides pachyderma* Ehrenberg 40×; 5 *Orbulina universa* d'Orbigny 25×; 6a und b *Anomalina coronata* Parker u. Jones 20×; 7a und b *Anomalina balthica* Schroeter 40×; 8a—c *Cibicides lobatulus* Walker u. Jacob 18×.



1a

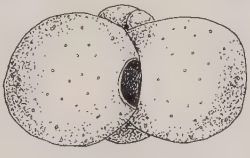


1b



2a

2b

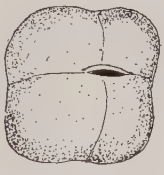


2c

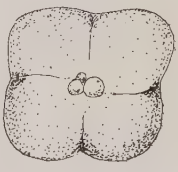
3a

3b

3c

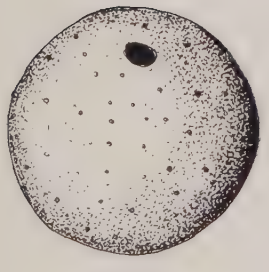


4a



4b

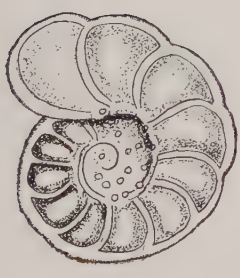
4c



5

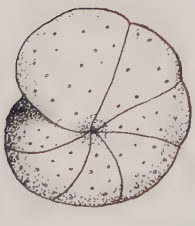
6a

6b

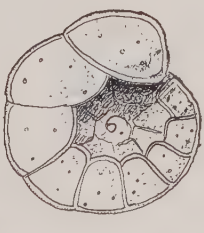


7a

7b



8a



8b

8c

allgemeinen selten (A. NØRVANG 1945, S. 43 und S. 78, Tabelle II). — Aus der Arktis von vielen Stellen bekannt, z. B. Davis-Straße in 43 bis 122 m, vor Nowaja Semlja in 55 bis 219 m, vor Franz-Josef-Land in 154 bis 250 m, Kola-Bucht, Kara-See usw. (J. A. CUSHMAN 1948, S. 74; hier weitere Einzelangaben). — Gullmar-Fjord in 45 m (H. HÖGLUND 1947, S. 310, Tabelle V). Skagerrak und Norwegische Rinne in Tiefen zwischen 30 und 548 m 1,8 bis 49,9%; in einem Kullenbergkern aus 453 m 3 bis 39% (W. LANGE 1956, S. 79).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°28,4′ N, 1°28,4′ W in 22 m 2 Exemplare (+%).

Ostgrönland-Schelf: —

Davis-Straße: —

Nordsee: Südliche Nordsee Spuren bis maximal 7%, mittlere Nordsee Häufigkeit wechselnd, nördliche Nordsee verbreiteter mit maximal 67% auf einer Station in 92 m Tiefe.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: —

Europäisches Nordmeer: —

Cibicides lobatulus WALKER und JACOB
(Tafel XII, Fig. 8a—c)

Cibicides lobatulus F. B. PHLEGER, F. L. PARKER und J. F. PEIRSON 1953, S. 49 und Tafel 11, Fig. 1 und 14

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 176 (33%), auf Station 2 in 120 m 9 (5%), auf Station 3 in 170 m 2 (2%), auf Station 4 in 200 m 7 (4%), auf Station 5 in 165 m 3 (1%), auf Station 6 in 160 m 130 (20%), auf Station 7 in 22 m 15 (14%), auf Station 8 in 240 m 57 (23%), auf Station 9 in 480 m 420 (50%), auf Station 10 in 190 m 20 (18%), auf Station 11 in 160 m 28 (22%), auf Station 12 in 210 m 14 (12%), auf Station 13 in 280 m 136 (32%), auf Station 14 in 145 m 12 (6%), auf Station 15 in 320 m 3 (3%), auf Station 16 in 270 m 49 (13%), auf Station 17 in 58 m 665 (80%), auf Station 18 in 380 m 74 (18%), auf Station 19 in 275 m 34 (23%), auf Station 20 in 280 m 10 (13%), auf Station 21 in 405 m 2 (2%), auf Station 22 in 350 m 18 (12%), auf Station 23 in 400 m 16 (13%), auf Station 24 in 425 m 195 (24%), auf Station 25 in 450 m 18 (13%), auf Station 26 in 260 m 252 (59%) und auf Station 27 in 410 m 188 (43%).

Verbreitung:

Davis-Straße, Baffin-Bay, Smith-Sound, vor Nordostgrönland bis 83°19′ N, vor Nowaja Semlja, Franz-Josef-Land, Barents-See, nördlich der Neusibirischen Inseln, vor Norwegen usw. Kosmopolitisch. In allen Tiefen (A. NØRVANG 1945, S. 50).

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Fast auf jeder Station, sehr häufig Hauptform; auf der Färöer-Island-Schwelle bis zu 57%, vor Nordisland bis zu 87% der benthischen Foraminiferen.

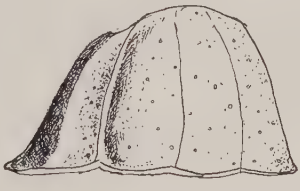
Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 300 (22%) und 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +7,58° C) 28 (13%). Auf 62°40′ N, 40°20′ W in 250 m 453 (41%) und auf 62°40′ N, 40°35′ W in 200 m 225 (35%).

→

Tafel XIII

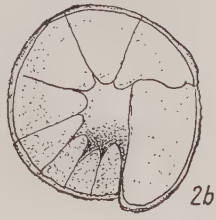
1a und b *Cibicides refulgens* MONTFORT 18×; 2a—c *Cibicides pseudoungerianus* CUSHMAN 32×; 3a und b *Cibicides depressa* D'ORBIGNY 32×; 4a und b *Cibicides ungerianus* 20×; 5 *Dyocibicides uniserialis* THALMANN 20×; 6a und b *Cibicidella variabilis* D'ORBIGNY 16×; 7a und b *Planorbulina mediterranensis* D'ORBIGNY 32×.

1a



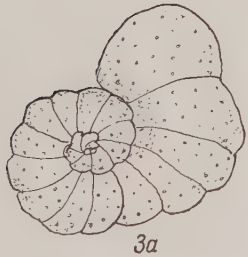
1b

2a



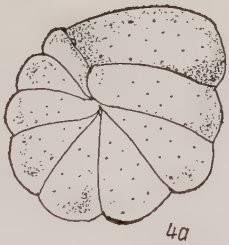
2b

2c



3a

3b

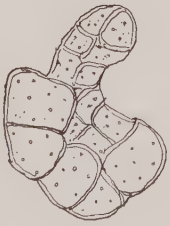


4a

4b

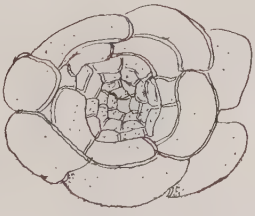
5

6a



6b

7a



7b

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 428 (66°45′ N, 56°08′ W, 160 m, t_B: +1,58° C) 72 (64%), 433 (68°12 N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 28 Exemplare (16%).

Nordsee: Sehr verbreitet, Maximum östlich der Shetlands auf einer Station in 62 m mit 63% der benthischen Foraminiferen.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2349 (56°22′ N, 32°40′ W, 2340 m, t_B: +3,11° C) 4 Exemplare (3%).

Europäisches Nordmeer: —

Cibicides pseudoungerianus CUSHMAN
(Tafel XIII, Fig. 2a—c)

Cibicides pseudoungerianus J. A. CUSHMAN 1922, Tafel 8, Fig. 22

Barents-See: Auf Station 1 in 92 m 12 (2%), auf Station 2 in 120 m 2 (1%), auf Station 6 in 160 m 60 (9%), auf Station 7 in 220 m 3 (3%), auf Station 8 in 240 m 6 (2%), auf Station 9 in 480 m 57 (7%), auf Station 10 in 190 m 1 (+%), auf Station 11 in 160 m 8 (6%), auf Station 12 in 210 m 2 (2%), auf Station 13 in 280 m 53 (12%), auf Station 16 in 270 m 5 (1%), auf Station 17 in 58 m 49 (6%), auf Station 18 in 350 m 96 (24%), auf Station 19 in 275 m 6 (4%), auf Station 20 in 280 m 1 (1%), auf Station 21 in 405 m 6 (5%), auf Station 22 in 350 m 5 (3%), auf Station 23 in 400 m 3 (3%), auf Station 24 in 425 m 87 (11%), auf Station 26 in 260 m 58 (9%) und auf Station 27 in 410 m 26 (6%).

Verbreitung:

Im Nordatlantik in Tiefen zwischen 165 und 4800 m vorkommend (H. B. BRADY 1884, S. 664). — Skagerrak: Auf drei Stationen in Tiefen von 135, 230 und 320 m 0,2 bis 1,1%, auf einer Station in 420 m < 3%, auf einer Station in 548 m < 1% und in einem Kullenbergkern aus 453 m < 5% (W. LANGE 1956, S. 80). — H. MEYER-ABICH (1949, S. 76) fand auf dem Borkum-Riff-Grund insgesamt 33 Exemplare.

Weitere eigene Funde:

Schottland-Island-Schwelle und Island-Schelf: Auf 60°18,3′ N, 1°48,5′ W in 60 m 18 (5%), auf 60°28,4′ N, 1°28,4′ W in 22 m 72 (8%), auf 60°06,8′ N, 1°10,9′ W in 30 m 3 Exemplare (1%). „Anton-Dohrn"-Station 809 (61°55′ N, 4°25′ W, 460 m, t_B: +4,60° C) 82 (3%), 810 (62°32′ N, 5°03′ W, 400 m, t_B: +6,12° C) 2 (1%), 812 (62°48′ N, 6°41′ W, 400 m, z_B: +4,82° C) 2 (1%), 817 (62°56′ N, 10°12′ W, 480 m, t_B: +1,36° C) 27 (13%), 813 (62°39′ N, 7°40′ W, 400 m, t_B: +5,03° C) 82 (4%), 252 (64°06′ N, 13°04′ W, 320 m, t_B: +7,58° C) 10 (26%). Auf 66°27,5′ N, 14°34,2′ W in 100 m 29 (6%), auf 66°23,8′ N, 14°02,4′ W in 127 m 3 (1%), auf 66°34,5′ N, 16°36,6′ W in 77 m 3 (9%) und auf 66°26,0′ N, 17°0,6′ W in 25 m 15 Exemplare (2%).

Ostgrönland-Schelf: „Anton-Dohrn"-Station 151 (61°25′ N, 41°23′ W, 320 m, t_B: +2,87° C) 75 (5%), 152 (61°28′ N, 41°47′ W, 450 m, t_B: +3,78° C) 2 Exemplare (1%). Auf 62° 40′ N, 40°35′ W in 200 m 37 Exemplare (6%).

Davis-Straße: „Anton-Dohrn"-Station 433 (68°12′ N, 55°15′ W, 280 m, t_B: +1,99° C) 2 (1%) und 431 (69°00′ N, 56°00′ W, 140 m, t_B: +1,67° C) 1 (+%).

Nordsee: Südliche und mittlere Nordsee Spuren bis höchstens 1%, nördliche Nordsee bis maximal 6% auf einer Station in 238 m.

Nordatlantische Tiefsee vor Südgrönland: „Anton-Dohrn"-Station 2349 (56°22′ N, 32°40′ W, 2340 m, t_B: +3,11° C) 16 Exemplare (10%).

Europäisches Nordmeer: „Gauss"-Station (65°54,9′ N, 0°04,5′ O, 3040 m, t_B: —0,58° C 56 Exemplare (8%).

II. Hauptarten und Foraminiferenvergesellschaftungen

Wir hatten in B. IV. (s. S. 600) festgestellt: Auf allen Stationen mit Ausnahme der Station 15 überwiegen die benthischen Foraminiferen. Wir hatten weiter gefunden: Proben mit hohen F_Z-Werten enthalten stets nur einen sehr kleinen

Anteil an agglutinierenden Formen, während umgekehrt auf Stationen mit kleinen F_Z-Zahlen der Anteil an Sandschalern in den meisten Fällen hoch ist, häufig mehr als 50%, maximal sogar 76% beträgt. Nur in den Proben von den Stationen 20 und 23 sind bei niedrigen F_Z-Werten ($F_Z = 2$ bzw. 1) die Sandschaler überhaupt nicht vertreten.

Wie sind nun die Foraminiferengemeinschaften auf den einzelnen Stationen zusammengesetzt? Eine genaue Betrachtung der Prozentanteile der einzelnen Arten in Tabelle 4 sowie die Mitteilungen, die im vorigen Abschnitt über die Verbreitung einer Reihe wichtigerer Arten in unserem Untersuchungsgebiet gemacht worden sind, zeigen: In jeder der 27 Proben treten einige wenige Arten — manchmal ist es auch nur eine einzige Art — anteilmäßig stark hervor. Dies gilt auch dann, wenn die Artenzahl in der Probe groß ist. Diese Hauptarten geben der Fauna einer jeder Station ihr Gesicht.

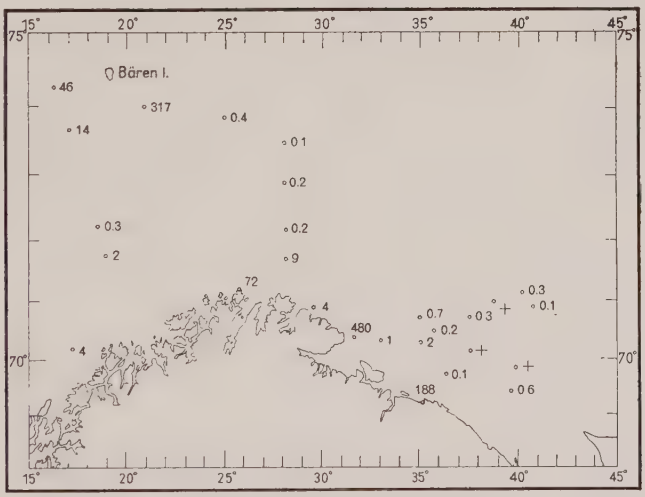


Abb. 12. Cibiciden: Anzahl in 1 g Sediment.

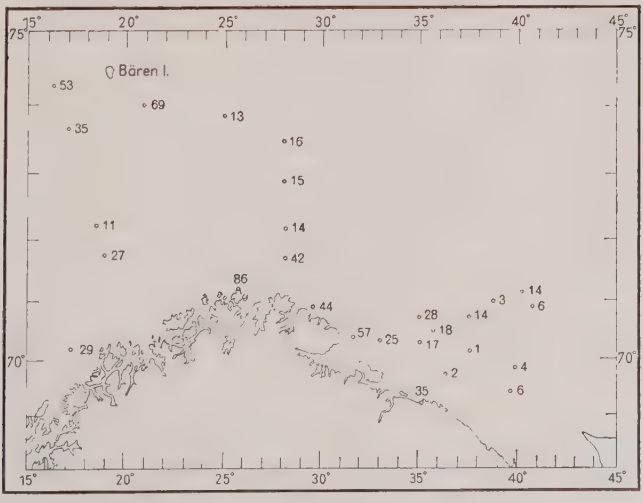


Abb. 13. Cibiciden: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

Die größte zahlenmäßige wie anteilmäßige Verbreitung haben die *Cibiciden* (Abb. 12 und 13) und unter ihnen vor allem *Cibicides lobatulus* WALKER und JACOB (Abb. 14 und 15). Wir finden diese Art (als einzige!) auf sämtlichen Stationen. Auf 9 Stationen steht sie an erster, auf 7 Stationen an zweiter und auf einer Station an dritter Stelle. Ihre weite Verbreitung dürfte dadurch begünstigt sein, daß in fast allen Sedimenten ein gewisser Grobsand- und Kiesanteil enthalten ist (s. Tabelle 2). Auf dem sandig-kiesigen Sediment der Station 17 ist diese aufwachsende Art mit 80% an der Zusammensetzung der Foraminiferenfauna beteiligt. — Von den übrigen *Cibiciden* ist nur noch *Cibicides pseudoungerianus* CUSHMAN auf einigen Stationen vor der nordnorwegischen Küste von einiger Bedeutung.

Elphidium incertum WILLIAMSON (Abb. 16 und 17), *Elphidium incertum* WILLIAMSON var. *clavatum* CUSHMAN (Abb. 18 und 19) sowie *Elphidium clavatum*

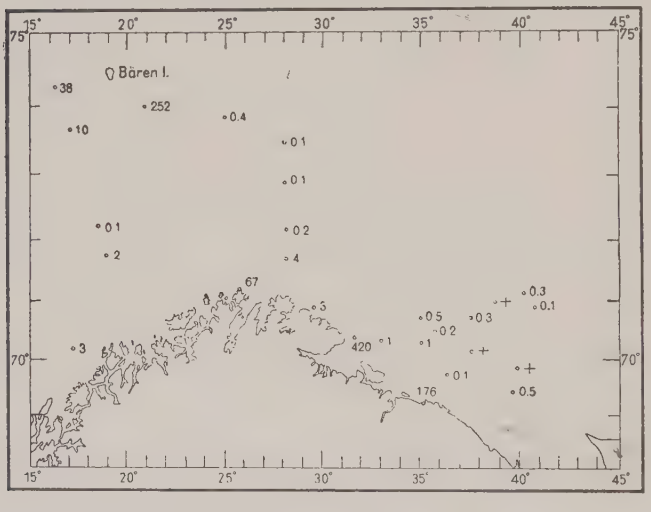


Abb. 14. *Cibicides lobatulus* WALKER u. JACOB: Anzahl in 1 g Sediment.

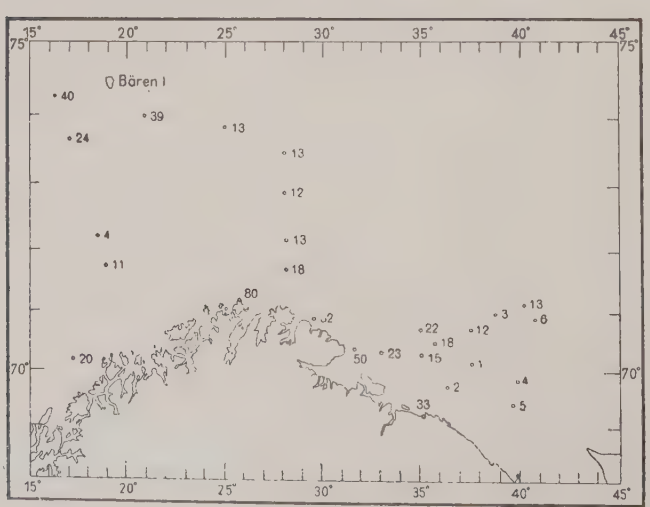


Abb. 15. *Cibicides lobatulus* WALKER u. JACOB: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

CUSHMAN gehören auf einer Reihe von Stationen im Süden und Südwesten des Barentsmeeres zu den Hauptarten unter den benthischen Foraminiferen. — *Elphidium incertum* hat ihr Hauptverbreitungsgebiet im südlichen Teil der Skolpenbank. — *Elphidium incertum* var. *clavatum* steht auf Station 1 mit 33% an erster Stelle unter den benthischen Foraminiferen. Im übrigen deckt sich ihr Hauptverbreitungsgebiet etwa mit dem von *Elphidium incertum*. — Die höchsten prozentualen Anteile von *Elphidium clavatum* finden sich im Westen auf den Stationen 6, 19 und 24.

Zu den Hauptformen gehört weiter *Cassidulina norcrossi* CUSHMAN (Abb. 20 und 21). Wie die meisten Cassidulinen, bevorzugt diese Art etwas tieferes Wasser. Sie steht auf den über 400 m tiefen Stationen 21 und 25 mit 33 und 24% an erster Stelle unter den benthonischen Foraminiferen.

Eine andere wichtige Art ist *Nonion zaandamae* VAN VOORTHUYSEN (Abb. 22

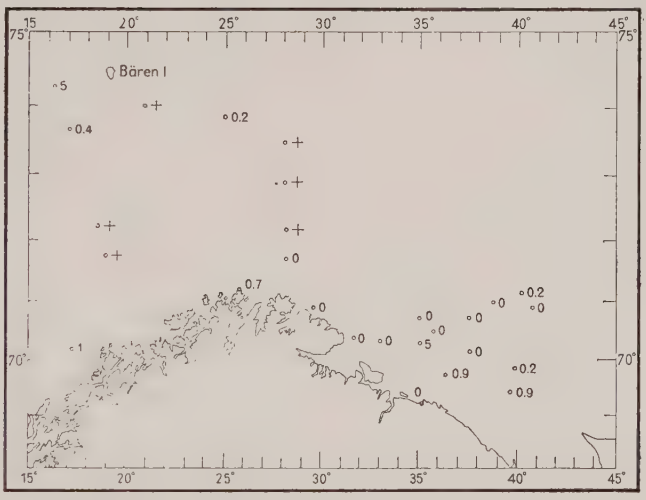


Abb. 16. *Elphidium incertum* WILLIAMSON: Anzahl in 1 g Sediment.

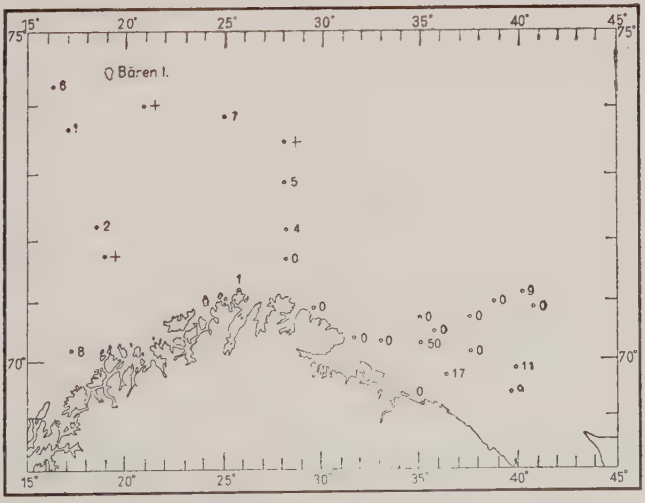


Abb. 17. *Elphidium incertum* WILLIAMSON: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

und 23). Sie ist in 4 Stationen die anteilmäßig stärkste Art, auf 3 Stationen steht sie an zweiter Stelle und kommt sowohl im Bereich des atlantischen Wassers wie auch im Küstenwasser und im Ostwasser vor.

Ein scharf abgegrenztes Verbreitungsgebiet hat *Thurammina sphaerica* HÖGLUND (Abb. 24 und 25). Diese agglutinierende Foraminifere ist auf die im Südosten unseres Untersuchungsgebietes gelegenen Stationen beschränkt. Sie findet sich in den foraminiferenarmen Proben dieses Bereiches niemals in größerer Zahl. Aber sie steht auf nicht weniger als 10 Stationen an erster Stelle, erreicht auf 7 Stationen über 40% und maximal 74% der benthischen Foraminiferen. Nur auf den Stationen 15 und 16 sinkt ihr Anteil auf 29 bzw. 20% ab. Doch ist *Thurammina sphaerica* auch hier Hauptform.

Zu erwähnen wäre an dieser Stelle schließlich noch *Haplophragmoides glomeratum* BRADY. Ihr Anteil wächst von wenigen Prozenten auf einigen Stationen der

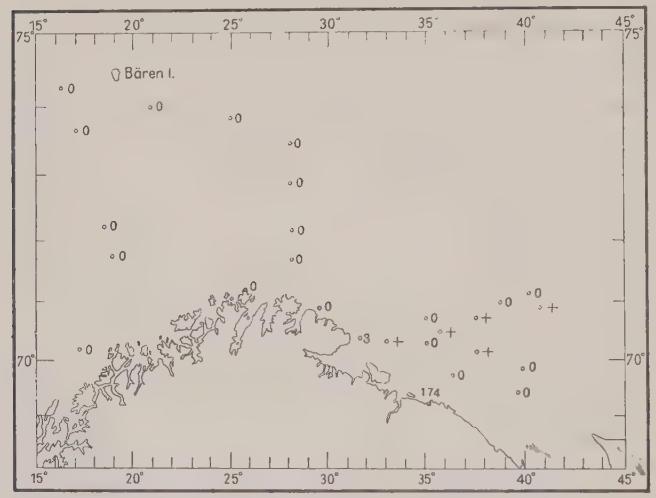


Abb. 18. *Elphidium incertum* WILLIAMSON var. *clavatum* CUSHMAN: Anzahl in 1 g Sediment.

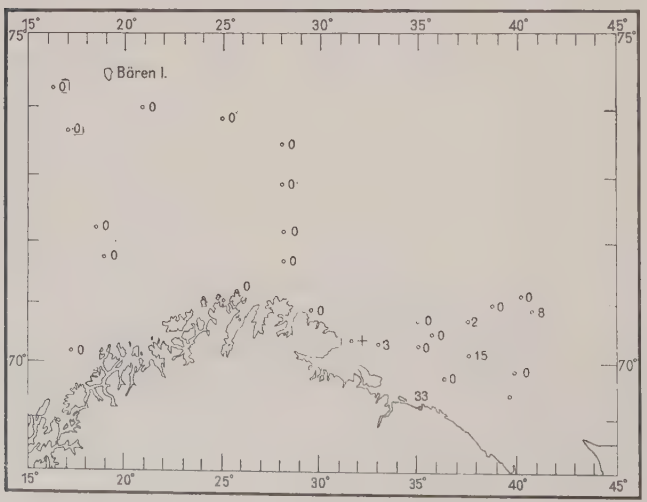


Abb. 19. *Elphidium incertum* WILLIAMSON var. *clavatum* CUSHMAN: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

Skolpenbank mit Annäherung an die Ostsenke, erreicht auf Station 14 7% und steigt auf den Stationen 15 und 16 mit Bodenwassertemperaturen von —0,18° C und +0,18° C auf 11 bzw. 10% an.

Im Zusammenhang mit den eben genannten Hauptarten sind noch einige weitere Formen zu nennen, die im allgemeinen nur von untergeordneter Bedeutung sind, auf einzelnen Stationen jedoch so hohe Prozentwerte erreichen, daß sie an diesen Stellen unter die Hauptformen gezählt werden müssen. Es sind dies: *Angulogerina angulosa* Williamson, *Angulogerina fluens* Todd, *Eponides frigidus* Cushman, *Astrononion gallowayi* Loeblich und Tappan, *Cassidulina laevigata* d'Orbigny, *Marsupulina schultzei* Rhumbler.

In welchen Kombinationen treten die Hauptarten auf den Stationen aus der mittlere und westlichen Barents-See auf? Beginnen wir mit den Küstenstationen 1, 13, 17 und 6. Die Hauptarten sind hier *Cibicides lobatulus*, *Cibicides pseudo-*

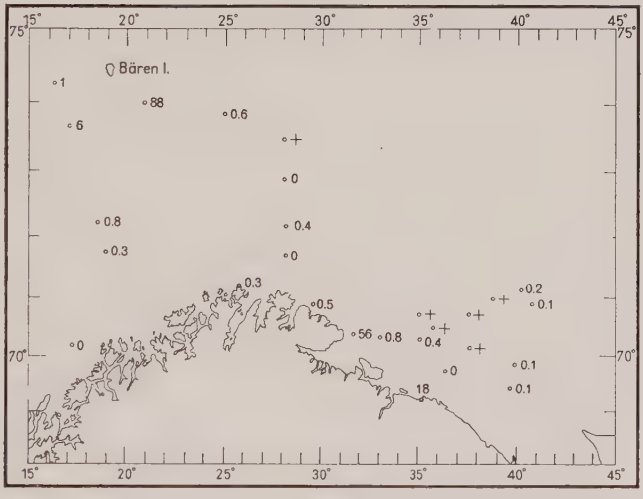


Abb. 20. *Cassidulina norcrossi* Cushman: Anzahl in 1 g Sediment.

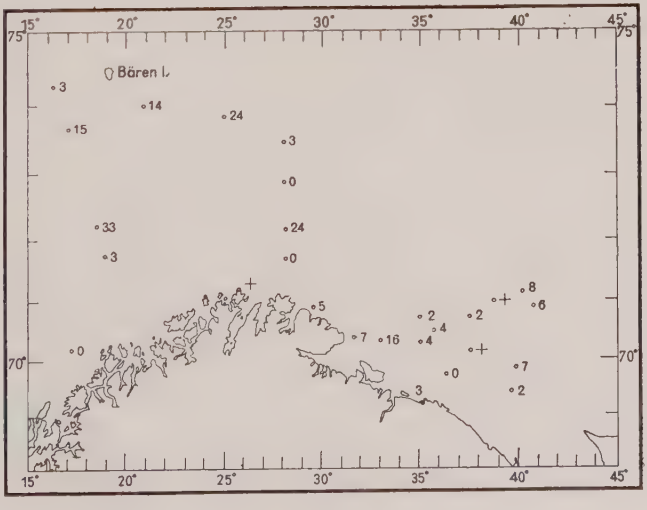


Abb. 21. *Cassidulina norcrossi* Cushman: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen

ungerianus, *Elphidium incertum* var. *clavatum*, im Westen auch *Elphidium clavatum* und *Angulogerina angulosa*.

Außerhalb der eigentlichen Küstengewässer steht im Südosten auf den Stationen 2, 3, 4, 5, 10, 11, 12, 14, 15 und 16 *Thurammina sphaerica* an erster Stelle. Weitere hier auftretende Hauptformen sind *Elphidium incertum*, *Elphidium incertum* var. *clavatum*, *Cibicides lobatulus*, *Haplophragmoides glomeratum* und *Nonion zaandamae* und auf Station 15 auch *Angulogerina fluens*.

Auf Station 7 östlich der Skolpenbank finden wir die Vergesellschaftung *Elphidium incertum — Cibicides lobatulus — Cassidulina norcrossi*, auf Station 9 in der Vardö-Rinne die Vergesellschaftung *Cibicides lobatulus — Angulogerina angulosa — Cassidulina norcrossi*.

Die teils im Bereich des Nordkaprückens, teils im östlichen Teil der Barents-Senke liegenden Stationen 18, 20, 22, 23 und 25 sind durch *Nonion zaandamae*,

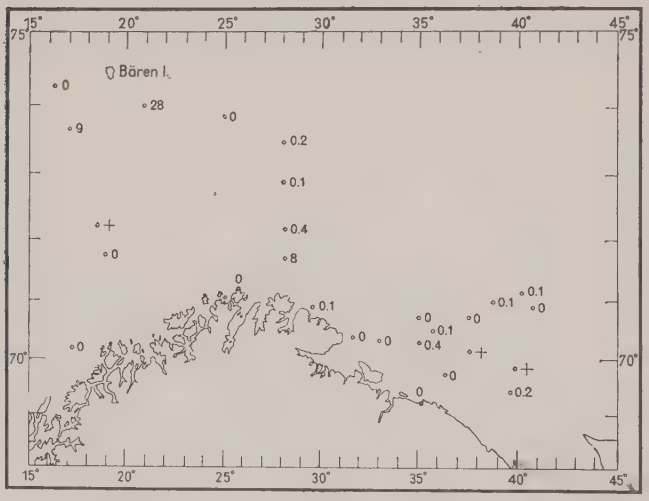


Abb. 22. *Nonion zaandamae* VAN VOORTHUYSEN: Anzahl in 1 g Sediment.

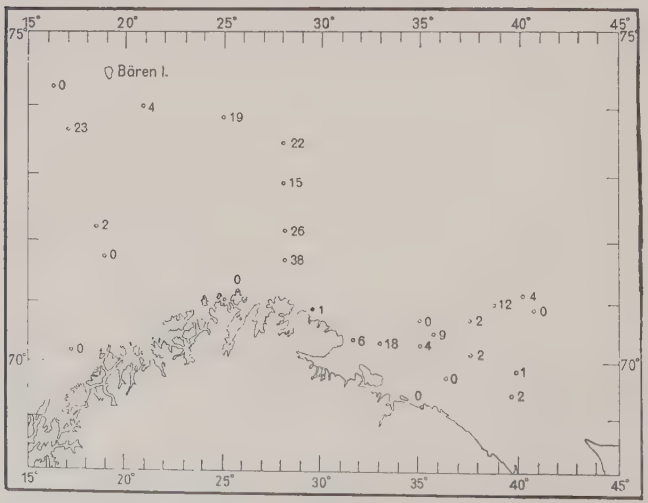


Abb. 23. *Nonion zaandamae* VAN VOORTHUYSEN: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

Cibicides lobatulus, *Cassidulina norcrossi*, *Cassidulina laevigata*, *Eponides frigidus* und örtlich (Station 20) auch *Marsupulina schultzei* als Hauptform gekennzeichnet.

Auf Station 26 am Südrand der Spitzbergen-Bank finden wir als Hauptform *Cibicides lobatulus*, *Cassidulina norcrossi* und *Cibicides pseudoungerianus*.

Station 27 am Kontinentalabhang zum Europäischen Nordmeer hat die Vergesellschaftung *Cibicides lobatulus — Strononion gallowayi — Cibicides pseudoungerianus — Elphidium incertum*, Station 24 am Nordwestrand der Barents-Senke die Vergesellschaftung *Cibicides lobatulus — Nonion zaandamae — Cassidulina norcrossi — Cibicides pseudoungerianus — Elphidium clavatum*.

Auf Station 21 sind Hauptformen *Cassidulina norcrossi*, *Angulogerina angulosa*, *Marsupulina schultzei*, *Angulogerina fluens* und auf Station 19 *Angulogerina angulosa*, *Cibicides lobatulus* und *Elphidium clavatum*.

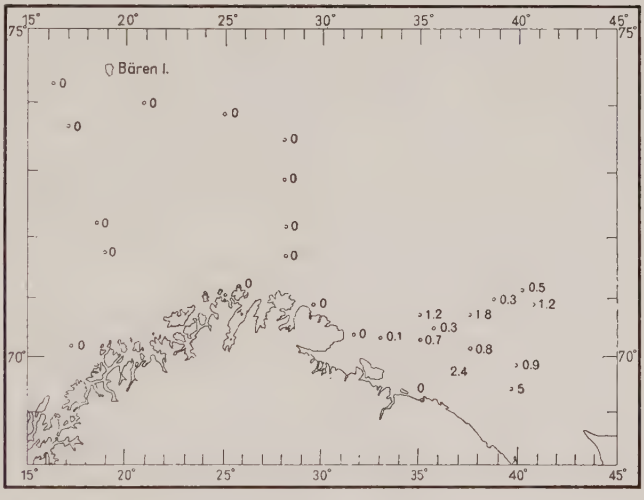


Abb. 24. *Thurammina sphaerica* HÖGLUND: Anzahl in 1 g Sediment.

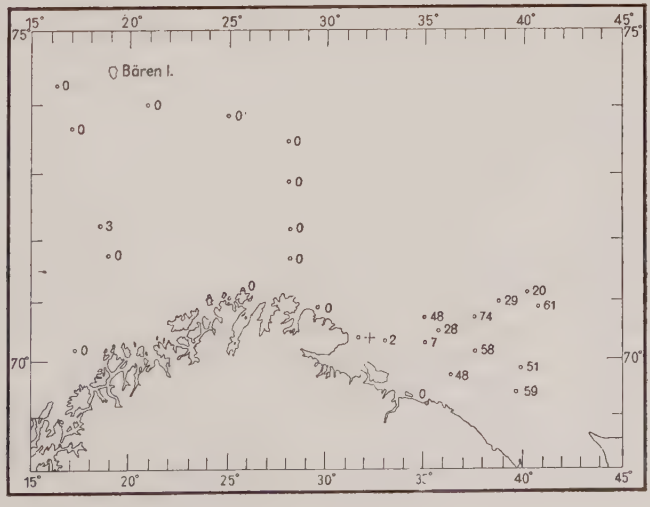


Abb. 25. *Thurammina sphaerica* HÖGLUND: Prozentualer Anteil an den benthischen Foraminiferen.

SCHLUSSBEMERKUNGEN

Die Hauptarten geben der Foraminiferenfauna einer jeden Station ihr Gesicht; doch bestimmen sie in vielen Fällen nur die gröberen Umrisse, nicht die feineren Züge dieses Gesichtes. Sie tun dies vor allem nicht, wenn sie in einem ausgedehnten Gebiet mit unterschiedlichen Lebensbedingungen vorkommen. Unser Untersuchungsgebiet ist groß; es umfaßt Bezirke mit ganz verschiedenartigen Umweltfaktoren. Zwar ist die Sedimentfazies auf unseren Stationen verhältnismäßig eintönig; aber wie wechselvoll sind in diesem Meeresgebiet die hydrographischen Verhältnisse!

Auf Grund der Ausführungen in A. II. 3 (s. S. 590) dürfen wir mit einiger Sicherheit annehmen, daß die in den Sedimenten der einzelnen Stationen enthaltenen benthischen Foraminiferen tatsächlich autochthon sind. Daher erwächst die weitere Aufgabe, durch Analyse der Verbreitung auch derjenigen Arten, die prozentual nicht so stark hervortreten, den Einfluß der jeweiligen ökologischen Faktoren genauer zu untersuchen und über den hier gegebenen noch rohen Umriß zu einer detaillierteren Darstellung der feineren Züge in der Foraminiferenverbreitung und -vergesellschaftung am Boden des Barentsmeeres zu kommen. Diese nicht ganz einfache Aufgabe durchzuführen, muß einer gesonderten Arbeit überlassen bleiben.

Literaturverzeichnis

AWERINZEW, S., 1911: Zur Foraminiferenfauna des Sibirischen Eismeeres. Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, ser. 8, **29**, 3.

BRADY, H. B., 1878: On the Reticularian and Radiolarian Rhizopoda (Foraminifera and Polycystina) of the North Polar Expedition of 1875—76. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 5, **1**.

— 1882: Über einige Arktische Tiefseeforaminiferen, gesammelt während der österreichisch-ungarischen Nordpol-Expedition in den Jahren 1872—1874. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., **43**, 1881.

— 1884: Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873–1876. Rep. Sci. Res. Voyage H. M. S. Challenger, Zoology **9**.

CUSHMAN, J. A., 1918—1931: The Foraminifera of the Atlantic Ocean. Bull. 104, U.S. Nat. Museum.

— 1920: The Foraminifera of the Canadian Arctic Expedition 1913—1918, **9**.

— 1922: Results of the Hudson Bay Expedition 1920. 1. The Foraminifera. Contr. Canad. Biol. 1921.

— 1925: An introduction to the morphology and classification of the Foraminifera. Smith. Misc. Coll. **77**, 4.

— 1933: New Arctic Foraminifera collected by Capt. R. A. Bartlett from Fox Basin and off the Northeast Coast of Greenland. Smith. Misc. Coll. **89**, 9.

— and HENBEST, L. G., 1940: Geology and Biology of North Atlantic deepsea cores between Newfoundland and Ireland (Part. 2: Foraminifera). U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 196-A.

— and TODD, R., 1947: A foraminiferal fauna from Amchitka Island, Alaska. Contr. Cushman Labor. Foram. Res. **23**, 3.

— 1948: Arctic Foraminifera. Cushman Laboratory for Foraminiferal Research, Spec. Publ. No. 23. Sharon, Mass. U.S.A.

— 1949: Recent Belgian Foraminifera. Inst. Roy. des Sci., Nat. de Belgique **111**.

— 1950: Foraminifera. Their classification and economic use. Cambridge, Mass.

EARLAND, A., 1936: Foraminifera Part. IV. Additional Records from the Weddell Sea-Sector from material obtained by the S.Y. „Scotia". Discovery Rep. **13**, 1—76.

GOEDECKE, E., 1940: Die Forschungsfahrt des Fischdampfers „J. Hinr. Wilhelms" in das südliche Barentsmeer im Okt. 1937. Über die hydrographische Lage im südlichen Barentsmeer im Okt. 1937. Ber. d. Wiss. Komm. f. Meeresforschung, N. F., **9**, 4.

Goës, A., 1894: Synopsis of the Arctic and Scandinavian recent marine Foraminifera hitherto discovered. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl. **25**, 9. Stockholm.

Hansen, W., 1936: Die Strömungen im Barents-Meer im Sommer 1927 auf Grund der Dichteverteilung. Aus d. Arch. d. Dtsch. Seewarte **55**, 5.

Helland-Hansen, B., and Nansen, F., 1909: The Norwegian Sea. Rep. on Norw. Fish. and Mar. Invest. **2**, 2.

Heron-Allen, E., and Earland, A., 1913: Foraminifera (Clare Island Survey, Pt. 64). Proc. Roy. Irish. Acad., Dublin, Sect. 3., **31**.

— — 1916: The Foraminifera of the West of Scotland. Collected by Prof. W. A. Herdman, F.R.S. on the cruise of the S.Y. „Runa" July—Sept. 1913. Trans. Linnean Soc. of London 2nd Ser. Zool., **11**, 13. London.

— — 1930: The Foraminifera of the Plymouth District. I. u. II. J. Micr. Soc. London, Ser. 3, **50**.

— — 1932: Foraminifera Part. I. The Icefree Area of the Falkland Islands and adjacent Seas. Discovery Rep., **4**. Cambridge.

Höglund, H., 1947: Foraminifera in the Gullmar Fjord and the Skagerrak. Zoologiska Bidrag från Uppsala, Uppsala, **26**.

Holtedahl, H., 1959: Geology and Paleontology of Norwegian Sea Bottom Cores. J. Sed. Petrol. **29**, 1.

Jarke, J., 1958: Sedimente und Mikrofaunen im Bereich der Grenzschwelle zweier ozeanischer Räume, dargestellt an einem Schnitt über den Island-Färöer-Rücken (Nordatlantischer Ozean —Rosengarten — Europäisches Nordmeer). Geol. Rdsch. **47**, 1.

Kiär, H., 1899: Thalamophora. Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—78, No. 25.

— 1900: Synopsis of the Norwegian Marine Thalamophora. Rep. Norw. Fish. and Mar. Invest. **1**.

— 1906: Thalamophora from the bottom samples and the mud from the surface of the ice in the North Polar Sea. Norwegian North Polar Exped. **5** (No. XIV, App. II).

— 1907: Thalamophores. In: Duc d'Orleans, Croisière Océanographique dans la Mer du Grönland 1905.

Klenova, M. V., 1931: A fishering bottom map of the Barents Sea. Rep. Fish. Sess. State Oceanogr. Inst. No. **6**, Moskau.

— 1932: The deposits of north-western part of the Barents Sea. State. Oceanogr. Inst. **9**. Moskau.

— 1940: The Sediments of the Barents Sea. Acad. Sci. USSR. C.R. **26**, 8.

Lange, W., 1956: Grundproben aus Skagerrak und Kattegat, mikrofaunistisch und sedimentpetrographisch untersucht. Meyniana **5**. Kiel.

Loeblich jr., A. R., and Tappan, H., 1953: Studies of Arctic Foraminifera. Smith. Miscell. Collect. **121**, 7.

Meyer-Abich, H., 1949: Die Sedimente von Borkum Riffgrund. Eine regionalstatistische Untersuchung. Dissertation Universität Hamburg.

Nørvang, A., 1945: Foraminifera. The Zoology of Iceland, **2**, 2. Copenhagen und Reykjavik.

Oberkommando der Kriegsmarine, 1941: Die Naturverhältnisse des Sibirischen Seeweges. Berlin.

Parker, W. H., and Jones, T. R., 1865: On some Foraminifera from the North Atlantic and Arctic Oceans, including Davis Straits and Baffin Bay. Phil. Trans. Roy. Soc. London **155**.

Parker, F. L., 1952: Foraminiferal distribution in the Long Island Sound — Buzzards Bay area. Bull. Mus. Comp. Zool. **106**, 10.

Pearcey, F. G., 1914: Foraminifera of the Scottish National Antarctic Expedition. Trans. Roy. Soc. Edinburgh **49**, 4.

Phleger, F. B., 1952: Foraminifera distribution in some sediment samples from the Canadian and Greenland Arctic. Contr. Cushman Found. Foraminif. Res. **3**, 2.

— Parker, F. L., and Peirson, J. F., 1953: North Atlantic Foraminifera. H. Pettersson Edit. Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition **7**, 1.

Pratje, O., 1949: Die Bodenbedeckung der nordeuropäischen Meere. Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, Bd. I. Stuttgart,

Reuss, A. E., 1863: Die Foraminiferen-Familie der Lageniden. S.Ber. Akad. Wiss. Wien, Math-Naturw. Kl., **46**, Abt. 1 (1862).

Rhumbler, L., 1935: Rhizopoden der Kieler Bucht, gesammelt durch A. Remane. I. Teil. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein **21**, 2.

Ruchin, L. B., 1958: Grundzüge der Lithologie. Moskau 1953. Deutsch herausgegeben von A. Schüller. Berlin.

Schlumberger, C., 1893: Monographie des Miliolidées du Golf de Marseille. Mém. de la Soc. Zool. de France, Paris.

Schulz, B., u. Wulff, A., 1927: Hydrographische und planktologische Ergebnisse der Fahrt des Fischereischutzbootes „Ziethen" in das Barentsmeer im Aug.—Sept. 1926. Fahrtbericht und wissenschaftliche Ergebnisse. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. f. Meeresforschung, N. F., **3**, 3.

— — 1929: Hydrographie und Oberflächenplankton des westlichen Barentsmeeres im Sommer 1929. Der hydrographische Zustand des westlichen Barentsmeeres im Sommer 1927 auf Grund der „Poseidon"-Beobachtungen. Ibid. **4**, 5.

Schulze, F. E., 1875: Rhizopoden. Jahresber. d. Comm. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meere II und III. Berlin.

Stschedrina, Z. G., 1936: Zur Kenntnis der Foraminiferenfauna der arktischen Meere der U.S.S.R. Trans. Arctic Inst. **33**.

— 1938: On the distribution of Foraminifera in the Kara Sea. Compt. Rend. (Doklady) Acad. Sci. U.S.S.R. **19**, 4.

Terquem, O., et Terquem, E., 1886: Foraminifères et Ostracodes de l'Islande et du Sud de la Norvège. Bull. Soc. Zool. France **2**.

Voorthuysen, J. H. van, 1950: The quantitative distribution of the Plio-Pleistocene Foraminifera of a boring at the Hague (Netherlands). Meded. Geol. Sticht. n. s., No. 4.

Wiseman, J. D. H., and Ovey, C. D., 1950: Recent Investigations on the Deep Sea floor. Proc. Geol. An. **61**, 1.

Dr. Joachim Jarke
Hamburg 4
Bernhard-Nocht-Straße 78

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	655—661

Hermann Meinken

EINE NEUE *APISTOGRAMMA*-ART (PISCES; PERCOIDEA, CICHLIDAE)

In den ersten Tagen des Jahres 1960 sandte mir Herr Dr. Wolfgang Wickler vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen (Starnberger See) einige ihm unbekannte Apistogramma zu mit der Bitte um genaue Untersuchung. Genanntes Institut hatte die Tiere vom Handel als *A. pleurotaenia* erworben. Sie dürften von der Importfirma Franke in Gera eingeführt worden sein. In Seewiesen wurden sie erfolgreich nachgezüchtet und verhaltensphysiologisch längere Zeit beobachtet. Hierbei waren Herrn Dr. Wickler aber Bedenken gekommen, ob es sich wirklich um die genannte Art handle.

Die Heimat der Tiere ist leider nicht sicher bekannt. Den Verwandtschaftsverhältnissen nach dürften sie aus den Guayana-Ländern des nördlichen Südamerika oder aus dem Orinoco-Stromgebiet stammen.

Die genaue Untersuchung bestätigte die Bedenken Wicklers vollauf. Zwar mag die Färbung der lebenden Tiere mit der schwarzen Längsbinde, dem Schrägstrich über das Praeoperculum und das Operculum, dem schwarzen Fleck auf dem Schwanzstielende und dem schachbrettartigen Muster im weichen Teil der Dorsale, Anale und Caudale zu der Annahme, daß es sich um *A. pleurotaenia* handle, Anlaß gegeben haben. Aber in der Färbung der vorliegenden Tiere bestehen bereits so erhebliche Abweichungen von *A. pleurotaenia*, daß sie allein hätte genügen müssen, die Namensgebung der Importfirma zu bezweifeln. Vor allem aber ist die Körper- und Kopfform und besonders die Schnauzenbildung so grundverschieden von der von *A. pleurotaenia* (Regan) 1909, daß nicht einmal von einer nahen Verwandtschaft gesprochen werden kann.

Die Kopf- und Schnauzenbildung läßt die vorliegenden Tiere zwanglos in die *Apistogramma-ornatipinnis-steindachneri*-Gruppe einbeziehen, zu der auch *A. cacatuoides* Hoedeman 1951 gehört und mit denen sie manche verwandtschaftliche Beziehung verbindet. Das wird unterstrichen durch die Beobachtungen Wicklers, daß die Eier der vorliegenden Art nach Bau und Anordnung der Haftfäden denen von *A. cacatuoides* gleichen. Ich bin überzeugt, daß das auch mit denen von *A. steindachneri* (Regan) 1908 und *A. ornatipinnis* E. Ahl 1936 der Fall sein wird. Da sie aber weder mit der einen, noch mit der anderen identifiziert werden kann, muß die vorliegende Art als eine neue Species angesprochen werden. Ich habe mir erlaubt, sie zu Ehren des Einsenders, des durch seine Verhaltensstudien an Fischen international bekannten Dr. Wolfgang Wickler zu benennen.

Apistogramma wickleri spec. nov.

Material: 2 ausgewachsene Importmännchen, 1 altes, ausgewachsenes Importweibchen, 1 ? Importmännchen, ausgewachsen; als Vergleichsexemplare 2 ausgewachsene Männchen, 1 ausgewachsenes Weibchen, Nachzuchttiere der F 1-Generation; alle Tiere vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen (Starnberger See).

Typus der Art ist das größte untersuchte Importmännchen mit 77½ mm Standardlänge.

Typoide das ausgewachsene Importmännchen von 74 mm Standardlänge und das ausgewachsene Importweibchen von 70 mm Standardlänge. Typus und Typoide befinden sich im Zoologischen Staatsinstitut in Hamburg. Die Maße der untersuchten Tiere sind folgende (in mm):

	Typus altes ♂	Typoid altes ♂	Typoid altes ♀	F1-Generation fast ausgewachsenes ♂	F1-Generation fast ausgewachsenes ♀
Gesamtlänge	105½	106½	90	94	91½
Körperlänge	77½	74	70	86½	67⅓
Höhe	30	29½	27⅓	29+	29—
Kopflänge	25⅓	25	23	22	21⅔
Schnauzenlänge	10	10—	9—	8½	8⅓
Augendurchmesser	6½	7—	6	5½	5½
Praeorbitale	5	4⅔	3⅓	4½	4⅓
Interorbitale	8⅓	8	7	7+	7
Schwanzstielhöhe	14	13¼	12	12+	12
Schwanzstiellänge	11	10½	10	9¼	9
D	XV,7	XV,7	XV,7	XV,7	XV,7
A	III,7	III,7	III,7	III,7	III,7
V	III,4	III,4	III,5	III,5	III,5
P	I,11	I,11	I,11	II,11	II,11
C	II/12/III	II/12/III	II/12/III	II/12/III	II/12/III
lin. lat.	15/6	15/6	15/5	15/7	15/6
Schuppen in mittlerer Reihe	23+15	23+12	23+9	23+13	23+11
Schuppen quer	8/1/1½	8/1/1½	8/1/1½	8/1/1½	8/1/1½
Schuppen praedorsal	9, sehr unregelmäß.	9, sehr unregelmäß.	9, sehr unregelmäß.	9, sehr unregelmäß.	9, sehr unregelmäß.
Schuppen auf Vordeckel	3 Reihen	3 Reihen	3 Reihen	3 Reihen	3 Reihen
Schuppen auf Wangen	3—4	3—4	5	3	4
Die V reichen bis	Beginn der weichen	Ende Anale	3. A-Stachel	3. Analstrahl	4. Analstrahl
Die P reichen bis	9. Schuppe	10. Schuppe	9. Schuppe	9. Schuppe	9. Schuppe

Beschreibung

Körper hoch, seitlich kräftig zusammengedrückt, die Rückenlinie steigt etwas stärker an, als die Bauchlinie sich senkt. Körperhöhe 2,4 bis 2,5mal in der Körperlänge, beim Männchen 3,5 bis 3,6mal, beim Weibchen 3,2 bis 3,3mal in der Gesamtlänge enthalten. Die Kopflänge, etwa ⅚ der Körperhöhe, ist in der Körperlänge 3 bis 3,1mal, in der Gesamtlänge 4 bis 4,2mal enthalten. Kopf groß, breiter als der Körper, ausgenommen die Leibeshöhle bei stark laichtragenden Weibchen. Augendurchmesser das 1½ bis 1⅓fache des Praeorbitale und ⅚ der Interorbitalbreite, 3,7 bis 3,9mal in der der Kopflänge, die Schnauzenlänge 2,5 bis knapp 2,6mal, die Interorbitalbreite bei beiden Geschlechtern immer größer als der Augendurchmesser, 3 bis 3,2mal, das Praeorbitale, bei beiden Geschlechtern immer kleiner als der Augendurchmesser, 5 bis 5,3mal. Schwanzstiel kurz und hoch, die Länge ¾ der geringsten Höhe. D XV 7, die Länge der Stacheln steigt bis zum vierten sehr kräftig an, in der Weise, daß der erste Stachel bei beiden

Geschlechtern etwa gleich dem Augendurchmesser mißt, der zweite bereits gleich der Entfernung ist von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Augenrand. Der vierte Stachel ist der längste. beim Männchen $^4/_5$ der Kopflänge, beim Weibchen $^3/_5$. Der längste weiche Strahl ist der dritte er reicht zurückgelegt bei den Männchen bis an die Mitte oder fast bis an das Ende der mittleren Schwanzflossenstrahlen, beim Männchen $1^1/_3$ bis $1\,1/_2$, beim Weibchen $^4/_5$ der Kopflänge. A III 7, gelegentlich IV 7, die Stacheln nehmen bei beiden Geschlechtern schnell an Länge zu, der dritte Stachel ist etwa gleich dem zweiten Dorsalstachel. Von den Strahlen ist der zweite oder dritte der längste, bei dem Männchen etwa gleich der Kopflänge; zurückgelegt reicht er bis fast unter die Mitte der Schwanzflosse. C II/12/III, beim Männchen oben der zweite und unten der dritte Strahl kräftig verlängert, bis $1^1/_3$ der Kopflänge, die kürzesten etwa gleich der Kopflänge, beim Weibchen ist sie abgestutzt, ohne verlängerte Strahlen, etwas kürzer als der Kopf, bei ganz alten, nicht mehr fortpflanzungsfähigen Weibchen oben und unten jedoch mit kurzen Zipfeln, desgleichen in D und A, so daß diese nicht mehr laichfähigen Weibchen wie noch nicht ganz ausgewachsene Männchen aussehen können. V III 4, gelegentlich III 5, bei dem Männchen der zweite und dritte Strahl stark verlängert, meistens bis zum Beginn der weichen Analstrahlen, gelegentlich aber auch bis zum Ende der Anale; beim Weibchen breiter, nicht oder nur sehr gering verlängert; ihre Spitzen reichen bis zum Beginn der Afterflosse oder eine Kleinigkeit darüber hinaus. P I 11 reichen zurückgelegt bis zur 9. oder 10. Schuppe auf der Körpermitte. Schuppen groß, ctenoid, mit zahlreichen Radien und fast glattem äußeren Rand; in einer mittleren Reihe 23 und bis zu 15, nach außen zu immer kleiner und immer dünner werdend, auf dem Grund und vor allem auf den Strahlenbasen der Caudale. Sie dürften neben der verhältnismäßig langen Schnauze, bei der die Maxillaren nicht bis unter den vorderen Augenrand reichen und nicht einmal bis unter die hintere Nasenöffnung, ein wichtiges Merkmal dieser Art darstellen. Praedorsal 9 Schuppen, bemerkenswert unregelmäßig, auf den Wangen meist 3, gelegentlich aber auch 4—5 Schuppenreihen, auf dem Vordeckel 3 Reihen sehr dünner ctenoider Schuppen. Quer über den Körper 8/1/1½. Lin. lat. im vorderen Ast 15, im kurzen Ast auf dem Schwanzstiel 5, gelegentlich, und das dann meist nur auf einer Seite, 6 oder gar 7 Poren. Dazu auf dem Kopf zahlreiche Sinnesporen, davon mindestens 3 auf dem hinteren Teil des Suborbitalringes, 2 auf dem äußeren Rand des Vordeckels und eine dritte genau auf dem Winkel desselben, 3 oder 4 oberhalb des Auges, mindestens 3 unter den Nasenöffnungen, im Dreieck gestellt; mindestens 2 gleich hinter dem Auge. Alle Sinnesporen des Kopfes sind bei 5- bis 6facher Vergrößerung bereits gut festzustellen. Zähne auf dem Praemaxillare sehr klein, ohne Lupe nicht mehr festzustellen, auf dem Dentale gegen die Symphysis hin in mindestens drei Reihen, nach hinten zu zwei und schließlich nur eine einzige Reihe; alle Zähne klein, konisch, mit braunen Spitzen.

Am nächsten verwandt mit *Apistogramma steindachneri* (Regan) 1908, *A. ornatipinnis* E. Ahl 1936 und *A. cacatuoides* Hoedeman 1951, die alle die verhältnismäßig lange Schnauzenpartie aufweisen, die immer größer ist als der Augendurchmesser, so daß die Maxillaren nicht bis unter den vorderen Augenrand reichen. Unterscheidet sich aber leicht von den drei genannten Arten durch andere Kopfform, andere Körpermaße und andere Färbung. Gehört mit zu den größten bislang bekannten *A.*-Arten, wenn sie nicht überhaupt die größte Art darstellt, und ist gegenüber etwa *Apistogramma combrae* ein wahrer Riese.

In der Tabelle der Körpermaße und der Meßzahlen sind zwei Exemplare der F 1-Generation mit aufgeführt. Es soll gezeigt werden, wie gut auch diese in die Beschreibung hineinpassen. Sie wiesen bei der Untersuchung insbesondere auch der Lage der Sinnesporen auf dem Kopf und der Zahl der Schuppen auf dem Grund der Schwanzflosse nicht die kleinste Abweichung auf. Das zeigt einmal, daß die Angehörigen dieser neuen Art einem sehr einheitlichen Typ zuzurechnen sind, zum andern, daß die Weibchen genau der Art entsprechen. Bei der verhältnismäßig großen Ähnlichkeit in der Färbung besteht immer die Gefahr, daß Importtiere, die verschiedenen Arten angehören, zur Zucht angesetzt werden.

Heimat, wie erwähnt, bislang unbekannt. Anzunehmen ist, daß die Tiere aus den Guayana-Ländern eingeführt wurden.

Über die Färbung der lebenden Tiere kann ich nicht sehr viel aussagen. Nach Dr. WINKLER ist die Grundfarbe beider Geschlechter normalerweise graublau. Der Rücken ist durch die schwärzliche Schuppenumrandung dunkler, schwarzgrau, der Bauch ist heller; die Schuppen der Seiten mit schönem blauen Glanz. Wie bei den meisten *Apistogramma*-Arten sind die drei ersten Dorsalstacheln tiefschwarz, durchweg auch, zum mindesten am Grund, die vorderen Strahlen der Bauchflossen. Eine tiefschwarze Binde beginnt kurz über dem Auge, färbt die obere und untere Partie der roten Iris schwärzlich und zieht über den Vordeckel schräg nach hinten hinunter zum Winkel des Kiemendeckels. Gewöhnlich sind auch die beiden ersten Analstacheln schwärzlich bis schwarz. Ein tiefschwarzer, halbrunder oder langrunder Fleck auf dem Schwanzstielende kann lebhaft hervortreten, kann aber auch völlig verblassen. Dasselbe gilt von einer schwärzlichen bis tiefschwarzen Längsbinde vom hinteren Augenrand zu dem Fleck auf dem Schwanzstielende und von einem rundlichen Fleck, etwas größer als das Auge, auf der 9. bis 11. Schuppe der Seitenmitte. Die Abb. 1 bis 4 geben ein gutes Bild von dem Umfang der Farbänderung, der in wenigen Sekunden vollzogen sein kann. Gelegentlich können sogar 6 bis 7 schwärzliche Querbinden auftreten. Weicher Teil der Rücken- und Afterflosse sowie die mittlere Partie der Schwanzflosse mit unregelmäßigen, bogigen Binden, aus braunroten oder schwärzlichroten Flecken zusammengesetzt. Zwei wellenförmige blau oder blaugrün glänzende Binden ziehen vom unteren Augenrand zum Maul. Einige ebenso gefärbte Flecke zieren den Kiemendeckel.

Nach WICKLER verfügen die Weibchen über alle Zeichnungsmuster der Männchen, die Männchen über alle Zeichnungsmuster der Weibchen, jedoch fehlt den Männchen der Analfleck (vgl. Abb. 1 bis 4); die Bauchflossen werden nicht so dunkel, und der kleine schwarze Fleck neben dem großen, schwarzen Seitenfleck

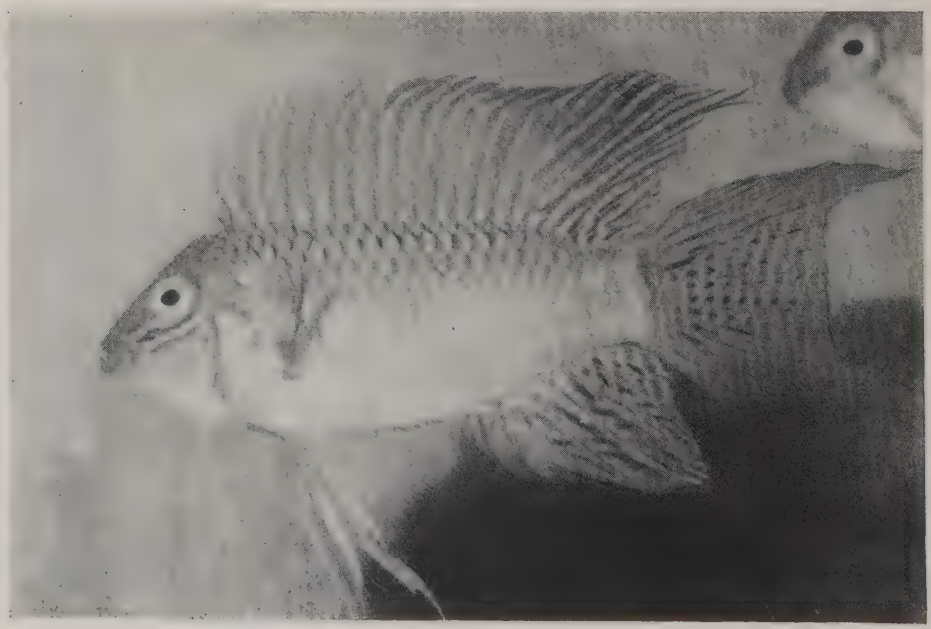


Abb. 1. *Apistogramma wickleri*. Drohendes Männchen, kurz vor dem Schwanzschlag. In der Kampffärbung sind alle Binden und Flecke verblaßt. Photo: Max-Plank-Institut in Seewiesen.

Abb. 2. *Apistogramma wickleri*. Das im Kampf geschlagene Männchen legt die Flossen an und zeigt die Längsbinde und die Flecken auf den Seiten wie die halberwachsenen Tiere. Photo: Max-Plank-Institut in Seewiesen.

Abb. 3. *Apistogramma wickleri*. Männchen in der Stimmung, das Revier zu verteidigen. Schwanzwurzelfleck, „Cichlidenfleck" etwa in Körpermitte, meist kräftiger hervortretend als hier, schwarze erste Rückenflossenstacheln, schwarzes Band vom Auge nach schräg hinten unten. Photo: Max-Planck-Institut in Seewiesen.

Abb. 4. *Apistogramma wickleri.* Weibchen bei der Brutpflege. Schwanzwurzelfleck, „Cichlidenfleck" mit kleinem Nebenfleck, schwarze erste Rückenflossenstacheln, breites schwarzes Band vom Auge nach schräg hinten unten und schräg nach hinten oben, schwarze Vorderhälfte der Bauchflossen, schwarzes Feld am After. Photo: Max-Planck-Institut in Seewiesen.

kommt bei ihnen, soweit wir wissen, nicht vor. In der Laich- und Brutpflegezeit ist das Weibchen ebenso wie bei den allermeisten *Apistogramma*-Arten — eine Ausnahme scheint nach Brutpflege und Färbung nur *A. ramirezi* zu machen, der dadurch andeutet, daß er nur am Rand in die Gattung *Apistogramma* gehört und meines Erachtens besser der Gattung *Geophagus* zuzurechnen wäre — leuchtend gelb mit tiefschwarzer Flecken-Binden- und Flossenzeichnung (s. Abb. 4).

Spiritusexemplare sind gelboliv, vor allem nach dem Rücken zu jede Schuppe mit schwärzlichem bis schwarzem Rand, auf der Seitenmitte beim Männchen die Schuppen bläulich bis blaugrau, der Bauch weißlich. Rücken-, After- und Schwanzflosse kräftig blaugrau, die beiden ersteren mit schwärzlichem bis schwarzem äußeren Rand; der weiche Teil wie bei den lebenden Tieren mit rotbraunen, unregelmäßigen, bogigen Binden. Die schwarze Binde vom Auge abwärts zum Winkel des Kiemendeckels ist immer vorhanden. Eine Längsbinde fehlt dagegen ganz oder fast ganz, ebenso der schwarze Seitenfleck und der Fleck auf dem Schwanzstielende. Dunkle Querbänder können auf dem Rücken angedeutet sein oder auch ganz fehlen.

Haltung (nach Dr. WICKLER) in nicht zu dicht, aber gut bepflanzten Becken mit Sandgrund (besser als Kies). Das Becken braucht nicht sehr groß zu sein, jedoch kommt selbst in Becken von mehreren hundert Litern Inhalt meist nur ein Männchen zu einem Revier, das heißt es besitzt die ganze Grundfläche, die es gegen alle Rivalen verteidigt. Diese dürfen sich dicht unter der Wasseroberfläche aufhalten. Nur selten gelingt es einem von ihnen, in einer kleinen geschützten Ecke ein Miniaturrevier zu gründen.

Das herrschende Männchen „besitzt" mehrere Weibchen gleichzeitig und laicht mit ihnen. Die Weibchen haben jede ihr Kleinrevier, das sie gegen die Nachbarinnen heftig verteidigen, während das Männchen alle diese „Länder" nach außen schützt. Die Eier hängen an der Unterseite von größeren Steinen, unter denen die Tiere Höhlen graben. Die Jungen bleiben lange in der Höhle und werden erst von der Mutter vertrieben, wenn sie wieder laichen will. Pflege und Zucht der Tiere bieten in weichem Wasser keine Schwierigkeiten.

Literatur

Regan, C. Tate, 1906: A Revision of the South-American Cichlid Genera *Retroculus*, *Geophagus Heterogramma*, and *Biotoecus*. Ann. Mag. Nat. Hist. (7), **17**, 60—65.

— 1908: Description of a new Cichlid Fish of the Genus *Heterogramma* from Demarara. Ibid. (8), **1**, 370/71.

— (1909): Description of a new Cichlid Fish of the Genus *Heterogramma* from the La Plata. Ibid. (8), **3**, 270.

— 1913: Fishes from the River Ucayali. Ibid. (8), **12**, 281—283.

Eigenmann, Carl H., 1910: Catalogue of the Fresh-water Fishes of Tropical and South Temperate America. Rept. Princ. Univ. Exped. Patag. **3**, 4, 478.

— 1912: The Freshwater Fishes of British-Guiana, including a Study of the ecological grouping of Species and the Relation of the Fauna of the Plateau to that of the Lowlands. Mem. Carn. Mus. **5**, 506—508.

Haseman, John D., 1911: An Annotated Catalog of the Cichlid Fishes. Collected by the Expedition of the Carnegie Museum to Central South America, 1907—1910. Ann. Carn. Mus. **7**, 3—4, 357—362.

Ahl, Ernst, 1936: Beschreibung dreier neuer Fische der Familie Cichlidae aus Südamerika. S. B. Ges. nat. Freunde, Berlin, August, **15**, 138—142.

Hoedeman, J. J., 1951: Notes on the Fishes of the Cichlid Family I. *Apistogramma cacatuoides* spec. nov. „Beaufortia Nr. 4, 1—4."

Fowler, Henry W., 1954: Os peixes de agua doce do Brasil (4ª entr.). Arqu. Zool. do Est. Sao Paulo **9**, 273—279.

Hermann Meinken
Bremen
Horner Straße 100

Druckfehlerberichtigung

Heft 2/1960, S. 297, 12. Zeile von unten:
statt biotope muß es heißen habitat.

Heft 3/1960. S. 334, Abb. 5 ist zu streichen:
× 8.53 Gellenstrom Max. Leps Sept. 1932.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	663—664

S. Smirnov

DIE GATTUNG *KUZNETZOVIA* EIN ABNORMER *DIAPTOMUS GRACILOIDES* (CRUST. COPEPODA)

In der Literatur liegen bereits öfters Erwähnungen über die von Rylov aus dem Baikal beschriebene Copepodengattung *Kuznetzovia* vor. So schreibt L. S. Berg in seiner Arbeit „Die Fauna des Bajkal-Sees und ihre Entstehung": „V. M. Rylov hatte mir ganz bestimmt am 3. VII. 1919 mitgeteilt, daß er neben *Diaptomus graciloides* eine neue Gattung *Kuznetzovia* im Baikal gefunden habe, die von *Diaptomus* stärker abweiche als *Hemidiaptomus*." V. Brehm führt in seiner „Einführung in die Limnologie dieses Genus als Baikal-Endemismus an. Hingegen finden wir in Rylovs Bearbeitung der Süßwasser-Calanoiden der SSSR. *Kuznetzovia* gar nicht erwähnt. Mit Rücksicht auf das große Interesse, das die Baikalfauna speziell für den Tiergeographen besitzt, wäre es aber sehr erwünscht, über dieses Genus Näheres zu erfahren, ganz abgesehen davon, daß auch der Copepoden-Systematiker Näheres wissen möchte. — Da nach mündlicher Mitteilung Rylovs das Originalmaterial in Verlust geriet, konnte die vorliegende Untersuchung sich nur auf eine von Rylov angefertigte Zeichnung des fünften Fußes des Männchens stützen, die zur Orientierung des Lesers nebenstehend reproduziert ist.

Was derzeit über den Bau dieses Fußes beim Genus *Diaptomus* bekannt ist, zwingt mich zu folgender Überzeugung: Die Abweichungen in der Bewehrung des zweiten Exopoditgliedes des rechten fünften Fußes können nur als Abnormität aufgefaßt werden. Man könnte versuchen, die für *Kuznetzovia* typischen Abweichungen mit den Verhältnissen beim fünften Fuß des *Diaptomus*-Weibchens zu homologisieren. Es entspräche dann der stachelartige Auswuchs am Innenrand des zweiten Exopoditgliedes bei *Kuznetzovia* der Klaue des zweiten Exopoditgliedes beim Weibchen von *Diaptomus* und der Stachel an der Basis der Endklaue wäre mit dem inneren Anhang des dritten Gliedes des *Diaptomus*-Weibchens in Einklang zu bringen. Dabei könnte man die basale Verdickung der Endklaue als das mit dieser Klaue verschmolzene dritte Exopoditglied auffassen. Dieser Deutungsversuch wird unterstützt durch folgende frühere Beobachtungen: O. Nordquist beschreibt eine teratologische Umformung der Endklaue des rechten fünften Fußes bei *Diaptomus gracilis* G. O. Sars in seiner Arbeit „Über einen Fall von androgyner Mißbildung bei *Diaptomus gracilis*" im Arch. f. Naturgesch., Jahrgang 55 (1889) und Marsh eine andere Mißbildung in der Arbeit „Abnormalities in Copepods" (Trans. Acad. Sci. A. a. Lett 17 [1911]) für *Diaptomus sicilis* Forbes.

Ferner wären wohl auch zum Vergleich heranzuziehen abnorme Bildungen, die ich bei den Arten *bacillifer* Kölbel und *mirus* Lilljeborg beobachtete. Übrigens wurde das Vorkommen eines Auswuchses oder überzähligen Stachels am Innenrand des zweiten Exopoditgliedes von Rylov für *bacillifer* in der Arbeit „Materialy k faune svobodnotivuscich presnovodynych Copepoda Severa Rossii" (Zool. Mus. Ross. Akad. Nauk *22* [1917/18]) beschrieben. Endlich wäre noch der Fall der

Abb. 1. *Kuznetzovia*. Rechter fünfter Fuß des Männchens des vermutet neuen Genus *Kuznetzovia*.

Verlagerung des Außenranddornes an den Innenrand des zweiten Exopoditgliedes heranzuziehen, den Marsh bei *Diaptomus pallidus* Herrick beobachtet hat. Es ist mir endlich ein ähnlicher Typus von abnormalem Bau bei der Art *vulgaris* bekannt, den B. S. Greze entdeckt hatte, den er aber leider nicht publizierte.

Wenn man sich die beigegebene Figur vor Augen hält sowie die erwähnten bisher in der Literatur bekannt gemachten ähnlichen Fälle, kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß das Genus *Kuznetzovia* auf Grund eines abnormen Exemplars der im Baikal häufigen *Diaptomus*-Art *graciloides* aufgestellt wurde und daher zu streichen ist. Auch für tiergeographische Probleme kommt *Kuznetzovia* nicht in Betracht. Vergleiche die Nachschrift.

Nachschrift von V. Brehm

Die vorstehenden Ausführungen sind die etwas gekürzte Wiedergabe eines Manuskripts, mit dem es folgende Bewandtnis hat: Wie Smirnov oben erwähnte, war *Kuznetzovia* zur Zeit der Abfassung seines Manuskripts bereits mehrfach in der Literatur behandelt worden. Auch in späterer Zeit war das der Fall, da z. B. der Unterzeichnete gelegentlich die Vermutung äußerte, *Kuznetzovia* wäre ein Parallelfall zur Gattung *Senecella*. Wiederholt machte ich den Versuch, über die geheimnisvolle Gattung Näheres zu erfahren. Infolge der Kriegsverhältnisse blieben diese Versuche erfolglos. Erst durch die gütige Vermittlung Prof. Shadins kam ich in den Besitz eines Manuskripts aus dem Nachlaß Dr. Smirnovs, durch das das Dunkel, welches die Gattung *Kuznetzovia* umgab, aufgehellt wurde. Ich bin Herrn Prof. Shadin und Frau Dr. Smirnov zu besonderem Dank verpflichtet, daß sie mir das Manuskript zugänglich machten und dessen Veröffentlichung gestatteten. Um den Inhalt auch einem größeren Leserkreis, der des Russischen nicht mächtig ist, bekannt zu machen, hatte Herr Dr. Štěpánek (Praha) die Güte, mir die Übersetzung des russischen Textes zur Verfügung zu stellen, wofür ich auch dem Genannten herzlichen Dank schulde. Es ist für den Systematiker wie für den Zoogeographen wichtig, daß kein Zweifel mehr darüber bestehen kann, daß das Genus *Kuznetzovia* für diese Zweige der Zoologie nunmehr ausscheidet.

Dr. Vinzenz Brehm
Biologische Station
Lunz/Niederösterreich

Int. Revue ges. Hydrobiol.	45	4	1960	665—668

Buchbesprechungen

Donászy, E.: Das Leben des Szelider Sees. Die Binnengewässer Ungarns, Bd. 1. Mit 145 Abb., 38 Taf., 29 Photogr. und 31 Beilagen. Budapest: Verl. d. Ungarischen Akademie d. Wissensch. 1959, 425 Seiten. Ln. DM 48,—.

Der Band soll eine Reihe von Monographien über charakteristische Gewässer Ungarns eröffnen, also besonders über die Natrongewässer. An der Bearbeitung dieses ersten, dem bekannten ungarischen Limnologen Prof. Dr. R. Maucha gewidmeten, Bandes sind außer dem genannten Herausgeber folgende Spezialisten beteiligt: Dr. T. Horbágyi (Algen, excl. Diatomeen), Dr. I. Kárpáti (litorale Flora, Pteridophyta, Spermatophyta), Frau V. Kárpáti (ebenso), Dr. I. Megyeri (Entomostraca), Dr. A. Pénzes (Pflanzensproß-Kolonien), Dr. G. Szemes (Bacillariophyceen), Dr. L. Varga (Rotatorien).

I. Historischer Teil. Nach einer kurzen Einleitung mit kurzer Beschreibung des heutigen Seebeckens, eines alten Donauarms östlich von Dunapataj, folgt ein Überblick über die ersten Untersuchungen 1943, 1949 bis 1951 und 1955, im wesentlichen eine Zusammenstellung des Untersuchungsmaterials mit wenigen faunistischen, floristischen und ökologischen (meteorologischen) Angaben.

II. Ökologischer Teil, Untersuchung der Umweltfaktoren. Der Chemismus des Wassers wird auf Grund von Analysen verschiedener Autoren in Tabellen und Ionenfelddiagrammen gegeben, die sich auf den Zeitraum von 1937 bis 1955 verteilen und sowohl jahrzehntliche als auch jahreszeitliche Schwankungen erkennen lassen. Anschließend werden die ökologischen Faktoren einzeln behandelt, Tabellen oder graphische Darstellungen der Analysenwerte demonstrieren auch hier die Schwankungen während der Untersuchungszeit. Die Analysen ergaben, daß der Szelider See ein Natronsee von α-limnohalinem Typ ist und kein freies Kohlendioxyd enthält. Es wird betont, daß als CO_2-Quelle für die assimilierenden Algen infolge des hohen pH mit einem Mittelwert von 9,04 nur das Hydrocarbonat in Frage kommt, so daß die jahreszeitlichen Schwankungen der Carbonat- und Hydrocarbonationen in unmittelbarer Beziehung zur Entwicklung des Planktons stehen. Bezüglich der Produktionsfähigkeit führt ein Vergleich der untersuchten ungarischen Natrongewässer zu dem Resultat, daß die biologische Produktionsfähigkeit des Sees um so größer ist, desto geringer der Gehalt an Calciumionen ist.

III. Biozönologischer Teil, Biotope im Szel. See und deren Lebewelt. Dieser Teil umfaßt die soziologische Schilderung der verschiedenen Biotope des Litorals und des Pelagials, wobei die Häufigkeitsverhältnisse der Diatomeen durch eine größere Anzahl von Diagrammen dargestellt werden. Die einzelnen Arten sind durch charakteristische Signaturen bezeichnet, so daß die Diagramme mit Hilfe eines beiliegenden Schlüssels leicht gelesen werden können. Ref. ist jedoch der Auffassung, daß die vielen Diagramme ebensogut durch einige Tabellen hätten ersetzt werden können, die Darstellung wäre übersichtlicher und wesentlich kürzer gewesen. Außerdem kann auf die Beilagen verwiesen werden.

IV. Idiobiologischer Teil, die systematische Zusammenfassung der Lebewelt des Szel. Sees. Nach einer nackten Aufzählung von Pteridophyten (nur 2 *Equisetum*-Arten) und Phanerogamen, zusammen 163 Arten, folgt eine systematische Liste der Algen (ohne Diatomeen) mit 167 Arten und 1 Pilz, unter denen zwar die Chlorophyceen mit 91 Arten den wesentlichsten Anteil stellen, aber auch die Cyanophyceen reichlich vertreten sind (42 Arten = 25%). Einige neue Arten werden beschrieben, zu vielen anderen Formen werden ergänzende Mitteilungen gegeben. Wesentlich umfangreicher ist die anschließende Bearbeitung der Bacillariophyceen, von denen 149 Arten und 83 Varianten beobachtet wurden, die vielfach mit systematischen und ökologischen Bemerkungen versehen werden. Auch hier werden einige Formen aufgezählt, die nach Ansicht des Verf. als für die Wissenschaft neue Arten oder Varianten aufzufassen, aber von

bereits bekannten Formen nicht zu trennen sind. Im 2. Kap. werden noch einige zoologische Ergebnisse (Entomostraken und Rotatorien) mitgeteilt, die durch eine Übersicht über die Fischfauna und die Fischerei abgeschlossen werden.

Die Algenlisten werden von 38 Tafeln begleitet, mit deren Hilfe es möglich ist, die Bestimmungen wenigstens zum Teil zu überprüfen, und dabei ergeben sich leider mehrfache Irrtümer. So sind die auf T. 14 als *Cyclotella striata* und var. abgebildeten Individuen sämtlich identisch mit *Cycl. Meneghiniana*, Fig. 334—337 auf T. 21 gehören sämtlich zu *Amphiprora paludosa*, Fig. 360 gehört zu *Rhopal. gibba*, Fig. 363—365 sind nicht *Nitzschia longissima* var. *reversa*, sondern wahrscheinlich *Ni. acicularis*, während die als *Ni. acicularis* in Fig. 375 dargestellte Form eine andere Art ist. Ebenso ist die als *Ni. hybrida* bestimmte Form nicht mit dieser marinen Art sondern sehr wahrscheinlich mit *Ni. subamphioxoides* Hust. identisch. Bei *Surirella ovalis* var. *peisonis* (Fig. 381—384) wäre zu prüfen, ob sie nicht mit *Sur. Höfleri* Hust. zu verbinden ist. Wie weit auch hinsichtlich der übrigen Algengruppen Irrtümer vorliegen, mag von anderer Seite entschieden werden. Im übrigen muß zu den Tafeln bemerkt werden, daß man (wenigstens bei den Diatomeen) recht verschwenderisch mit dem Raum umgegangen ist. Bei einigen Arten hätte die Anzahl der Abbildungen erheblich reduziert werden können (Taf. 14, 15, 17, 18), und es dürfte überflüssig gewesen sein, z. B. für *Campylodiscus clypeus* 5 Tafeln zu verwenden.

Der landschaftliche Charakter des Gebiets sowie der fischereiliche Betrieb werden durch eine Anzahl photographischer Aufnahmen wiedergegeben, während die wissenschaftlichen Ergebnisse noch einmal auf 31 Beilagen tabellarisch zusammengefaßt sind. Es ist zweifellos zu begrüßen, daß die durch ihren Chemismus vom allgemeinen Durchschnitt abweichenden ungarischen Gewässer einer monographischen Untersuchung unterworfen werden, es ist aber zu wünschen, daß in der Darstellung sowohl im Text wie auch hinsichtlich der Abbildungen jede überflüssige Breite vermieden wird.

Fr. Hustedt

Remane, A., u. Schlieper, C.: Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer XXII. Mit 139 Abb. und 5 Beilagen. Stuttgart: Verlag E. Schweizerbart 1958, 348 S. Ln. DM 58,—.

Der Plan, im Rahmen der „Binnengewässer" einen Brackwasserband herauszubringen, liegt mehr als 25 Jahre zurück. Damals war jedoch die Zeit noch nicht reif dazu, denn 1934 sprach Remane noch von einer„ Brackwasserscheu" der Hydrobiologen. Wer jedoch heute das große wissenschaftliche Schrifttum über dieses Mischgebiet zwischen Meer und Süßwasser überblickt, gewinnt den Eindruck daß die ehemalige Brackwasserscheu einer Liebe zum Brackwasser gewichen ist. Remane, im Sinne Ostwalds ein Romantiker der Naturforschung, behandelt den ersten Teil des vorliegenden Werkes gleichermaßen vom systematischen, ökologischen, genetischen und biozönotischen Standpunkt und versteht es, zwischen diesen mannigfache Beziehungen herzustellen. Es werden die Einteilung der Brackwässer und die natürlichen Brackwassergrenzen behandelt, wobei es dem Ref. scheinen will, daß — vielleicht unter Zuhilfenahme statistischer Methoden — noch vieles zu tun bleibt, bevor die Frage entschieden werden kann, in welchem Ausmaß systematisch sehr verschiedene Organismen gemeinsame Grenzen des Salzgehaltes haben. Die Frage des Artenminimums im Brackwasser wird eingehend behandelt, eine endgültige Stellungnahme jedoch vorsichtig vermieden. Breiten Raum nehmen die Brackwasserregeln ein, vor allem die „Brackwassersubmergenz", an deren Auffindung Remane selbst entscheidenden Anteil hat. Die Besiedelung des Brackwassers wird einerseits vom Standpunkt eindringender Süßwasserorganismen, andererseits vom Standpunkt einwandernder Meeresorganismen behandelt. Im Bereich des Artenminimums leben die spezifischen Brackwasserorganismen, bei denen es dem Ref. zweifelhaft erscheint, ob für sie der alte und unschöne Ausdruck „Hyphalmyrobien" beibehalten werden soll. Auch das grammatikalisch unrichtige Wort „Planktont" sollte nicht mehr gebracht werden. Der Schwerpunkt in Remanes Darstellung liegt in der Ostsee, begreiflich, denn dieses ist das biologisch am besten erforschte Brackwassermeer, es werden jedoch auch die Faunenelemente der pontokaspischen Brackmeere behandelt. Nach Ansicht des Ref. sind dagegen die Flußmündungen etwas zu kurz gekommen und ein Vergleich der Elbmündung — bei der vornehmlich auf die Arbeiten von Caspers Bezug genommen wird — mit anderen Ästuarien hätte sicher noch manch interessanten Gesichtspunkt geliefert. Zur Abrundung des ökologischen Teils hätte es wohl auch beigetragen, wenn R. die Produktionsverhältnisse einbezogen hätte, welche für viele Brackwassergebiete spezifisch sind.

Eine harmonische Ergänzung des 1. Teils bildet der zweite, in dem C. Schlieper die physiologischen Probleme der Brackwasserbiologie behandelt. Im Sinne Ostwalds ist dieser Verfasser ein „Klassiker der Naturforschung", der sein Leben einem großen Problem widmet, das er in alle Tiefen verfolgt. 1932 hatte Schlieper in Amsterdam und 1956 in Helsinki die Hauptreferate darüber auf den internationalen Limnologenkongressen gehalten.

Obwohl auch er eine außerordentlich große Fülle von Literatur verarbeitet, hat auch sein Beitrag doch nicht den Charakter eines Sammelreferats, sondern gibt Einblick in ureigenste Forscherarbeit. Bei der Frage nach der Anpassung an veränderten Salzgehalt diskutiert Sch. die physiologische Rassenbildung, stellt sie in ihrer Bedeutung aber hinter die langfristige individuelle Anpassung. Breiten Raum nehmen natürlich Osmoregulation, Aktivitäts- und Volumenänderungen sowie Ionenregulation ein. Auch die verwickelten Beziehungen zwischen Atmung und Osmoregulation werden übersichtlich und durch instruktive Bilder dargestellt. Weitere Kapitel befassen sich mit Temperaturwirkungen, Temperaturresistenz und den spezifischen Ionenwirkungen im Brackwasser. Dem Ref. will es scheinen, daß sich hier die größten Fortschritte physiologischer Brackwasserforschung vollzogen haben. Schlieper selbst ist es gewesen, der bahnbrechend gewirkt hat. Man wird es besonders begrüßen, daß im Schlußkapitel eine tabellarische Darstellung über die ionale Zusammensetzung von Meer- und Brackwasser gegeben ist.

Das vorliegende Buch ist das Werk der beiden bedeutendsten Brackwasserforscher Deutschlands, und überall erkennt man die unmittelbare Beziehung des Forschers zu seinem Gegenstand. Das ist der große, unschätzbare Vorteil des Werkes. An vielen Stellen haben sich die Verfasser bemüht, auch botanische Fragen zu behandeln, doch lag den beiden Kieler Zoologen natürlich ihr eigenes Gebiet näher, und das Gleichgewicht ist eindeutig zugunsten des zoologischen Bereiches verschoben. Zur Abrundung hätte es sicher beigetragen, wenn ein Botaniker der Dritte im Bunde gewesen wäre, der das Brackwasser als Lebensraum der Pflanze geschildert hätte. Daß dies nicht geschah, liegt nicht an den beiden Verfassern, auch nicht am Herausgeber der „Binnengewässer", sondern einfach an der Tatsache, daß durch den Rückgang der marin-botanischen Forschung in Deutschland in den letzten 40 Jahren kaum ein Botaniker zu finden gewesen wäre, der die Pflanzenwelt des Brackwassers mit der gleichen Souveränität hätte darstellen können, wie Remane und Schlieper die zoologischen Probleme.

Wie Schlieper u. a. gezeigt haben, ist die Beziehung der Wassertiere zum Salzgehalt in hohem Maße temperaturabhängig. Es wäre daher von hohem Interesse, Brackwassergebiete verschiedener Temperaturbereiche miteinander zu vergleichen, doch ist dies heute noch nicht möglich. Weder vermag Remane etwas über die Brackwasserökologie der Tropen zu berichten noch Schlieper Angaben über die Physiologie warmstenothermer Wassertiere in ihrem Verhalten zum Salzgehalt zu bringen. Während in den letzten Jahrzehnten die tropische Limnologie und Marinbiologie große Fortschritte gemacht hat, ist eine tropische Brackwasserbiologie bisher kaum begründet und stellt sich somit als Aufgabe für jene Forschungsinstitute, die am Ufer tropischer Meere stehen.

Die „Salzschranke", die für die so grundverschiedene Artenbesiedlung in Meer und Süßwasser verantwortlich ist, dürfte das bedeutendste, vielfältigste und interessanteste Rätsel sein, das der Hydrobiologie aufgegeben ist, und die größte Aussicht, solche Probleme zu lösen, sind im Mischgebiet dieser beiden großen Lebensräume gegeben. Verfassern, Herausgebern und Verlag gilt gleichermaßen größter Dank für dieses Werk, das diesem Zentralproblem der Hydrobiologie gewidmet ist.

F. Gessner

Viets, Karl: Die Milben des Süßwassers und des Meeres, Hydrachnellae et Halacaridae (Acari). (Bibliographie, Katalog, Nomenklatur). 3 Teile in 2 Bänden. 8°. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

1. Teil: Bibliographie. 1955. Mit 163 Bildnissen, 476 S., geb. DM 47,—.

2. Teil: Katalog, 3. Teil: Nomenklatur. Zus. in 1 Band, 1956. Mit 140 Fig., 870 S., geb. DM 94,—.

Es ist ein Verdienst des VEB Gustav Fischer Verlages in Jena, die Herausgabe eines solchen großen Kataloges über eine Tiergruppe ermöglicht zu haben. Buchhändlerisch stellt diese Herausgabe sicherlich ein Risiko dar, dem Biologen ist so jedoch eine Unterlage geboten für weitere

Arbeit auf diesem Gebiet, und der Hydrobiologe hat ja fast in allen Biotopen mit Wassermilben zu tun. Es wird über das Aussterben der Spezialisten geredet, und oftmals nehmen diese auch eine Fülle von Fachwissen „mit ins Grab", weil ihnen nicht die Möglichkeit zur Publikation geboten worden war — und wie schwer hat es dann ein „Nachfolger", überhaupt die erforderliche Literatur zusammenzusuchen, wie oft wird er sich in der Synonymik nicht zurechtfinden. Mögen die beiden Bände dieser Wassermilben-Monographie ein Vorbild sein und ein Anreiz, für Spezialisten und für Verleger!

Karl Viets, der Altmeister dieses Spezialgebietes, legt hier die Frucht seines Lebenswerkes vor. Die 476 Seiten des ersten Bandes sind allein der Bibliographie gewidmet (mit Ergänzungen im 2. Band), mit knappen Angaben über die Autoren und mit ihren Bildnissen. Bei Karl Viets selbst ist angegeben, daß er von 1902 bis 1948 Lehrer und Hauptschullehrer war: dieses ganze Lebenswerk ist „nebenbei" geschaffen worden! Sein Sohn, Dr. Kurt Viets, führte die Tradition seines Vaters bereits mit einer größeren Zahl von Arbeiten fort. In der Bibliographie sind nicht nur die speziellen Wassermilben-Arbeiten aufgeführt, sondern auch solche, in denen faunistische Angaben darüber gemacht sind. — Der 2. Band enthält als 2. und 3. Teil den Katalog und Nomenklatur der Hydrachnellae + Halacaridae. Bestimmungstabellen für die deutsche Fauna hat Viets bereits früher im gleichen Verlag herausgegeben (Teil 31 u. 32 von Dahl „Die Tierwelt Deutschlands"); ob in Zukunft ein Spezialist in der Lage sein wird, die Bestimmungstabellen auf die ganze Welt auszudehnen? Der Katalog und der Nomenklator von Viets wären die unentbehrliche Basis dafür. Ihr wissenschaftlicher Wert wird in aller Zukunft anerkannt bleiben.

H. Caspers

Int. Revue ges. Hydrobiol.	**45**	4	1960	668—672

Neue Taucherliteratur — Ein Sammelreferat

Cousteau, J. Y., u. Dumas, F.: Die Schweigende Welt (englische Originalausgabe „The Silent World", Harper & Brothers). Mit 70 z. T. farb. Abb. Berlin: Lothar Blanvalet Verlag 1956. 226 S. Sonderausgabe geb. DM 9,80

Dugan, James: Forscher und Taucher im Meer (englische Originalausgabe „Man under the Sea"). Konstanz und Stuttgart: Diana Verlag 1960. 427 S., geb. DM 17,80

Gorsky, Bernard: Moana. Vier Unterwasserjäger segeln um die Welt (französische Originalausgabe „Expédition Moana", Ed. de la Pensée Moderne, Paris 1956/57). Mit 43 Abb. Wiesbaden: Verlag F. A. Brockhaus, 1959. 256 S., geb. DM 17.50

Hass, Hans: Menschen und Haie. Mit 92 Abb. — 3. Aufl. Zürich: Orell Füssli Verlag, 1953. 321 S., geb. Fr. 18.50

— 3 Jäger auf dem Meeresgrund. Mit 104 Abb. — 5. Aufl. Zürich: Orell Füssli Verlag, 1959. 323 S., geb. Fr. 18.80

— Manta, Teufel im Roten Meer. Mit 26 Abb. Berlin-Frankfurt-Wien: Verlag Ullstein 1958. 157 S., DM 9,80; in Ausgabe „Bunte leuchtende Welt" DM 5,80

— Wir kommen aus dem Meer. Forschungen und Abenteuer mit der Xarifa. Mit 87 Abb., 10 Farbbildern, 6 Zeichn. Berlin: Verlag Ullstein 1957. 208 S., geb. DM 16,50

— Ich fotografierte in den 7 Meeren. Mit 144 Abb. Seebruck am Chiemsee: Heering Verlag 1955. 160 S., geb. DM 16,80

Heberlein, Hermann: Unterwasserwelt. Mit 99 Abb. Zürich: Verlag BEA-Bücherdienst Kurt Bosshard 1958. 231 S., geb. DM 43,—

Carrier, Rick & Barbara: Dive: The Complete Book of Skin Diving. With 177 fig. London: Nicholas Kaye Ltd 1960. 294 p. 42s. net.

Kenyon, Ley: Tauch mit! Führer durch die Unterwasser-Welt (englische Originalausgabe „Pocket Guide to the Undersea World"). Mit 27 Photos u. 29 Bestimmungstafeln. Rüschlikon bei Zürich: Albert Müller Verlag AG, 1958. 480 S., geb. Fr. 18.80

Klingbeil u. Kühlmann: Sporttauchen. Mit 183 Abb. Neuenhagen b. Berlin: Verlag Sport u. Technik, 1958. 303 S., geb. DM 13,80

Lindblad, Curt: Expedition Röda Havet. Mit 64 Abb. Stockholm: Albert Bonniers förlag 1956. 201 S., geb. Dkr. 26.50

Rebikoff, D.: Licht im Meer (französische Originalausgabe „L'Exploration Sous-Marine"). Mit 25 Abb. Hamburg: Verlag d. Barakuda-Gesellsch. 1955. 206 S. geb. DM 12,80

Richter, Hans-Ulrich: Unterwasser-Fotografie und -Fernsehen. Optik und Technik. Mit 321 Abb. Halle (Saale): fotokinoverlag, Nachdruck 1960. 340 S. geb. DM 38,—

Schenk, Hilbert, jr., and Henry Kendall: Shallow Water Diving and Spearfishing. Mit 102 Abb. Cambridge, Maryland: Cornell Maritime Press 1954. 252 S., $ 4.00

— — Underwater Photography. Mit 67 Abb. — 2. ed. Cambridge, Maryland: Cornell Maritime Press 1957. 160 S., $ 3.50

Stenuit, Robert: Die Schatzsucher von Vigo. Mit 34 Abb., 3 Karten. Berlin-Frankfurt-Wien: Verlag Ullstein 1959. 163 S., geb. DM 5,80

Tailliez, Philippe: In den Tiefen der Meere (französische Originalausgabe „Plongées sans cable". Paris: B. Arthaud 1954). Mit 6 Farbtafeln, 15 Abb., 8 Textzeichng. Berlin-Frankfurt-Wien: Verlag Ullstein 1956. 215 S., geb. DM 15,80

Seit den ersten Berichten von Hans Hass ist das Tauchen ein verbreiteter Sport geworden. Und ein reiches Angebot von Büchern dient den Liebhabern zur technischen Unterrichtung über die Ausrüstung: über die Tauchgeräte selbst, darüber hinaus aber über Fanggeräte und vor allem die Technik des Photographierens unter Wasser. Die mannigfachen Erfahrungen können auch dem Hydrobiologen nützlich sein, der das Tauchen nicht als Selbstzweck, sondern als eine Arbeitsmethode zum Beobachten und Sammeln von Tieren betrachtet. Dies der Grund, eine Reihe in letzter Zeit erschienener Bücher hier vergleichend und kritisch zu besprechen, wobei der Gesichtspunkt im Vordergrund zu stehen hat, in welchem Umfange diese Veröffentlichungen dem Hydrobiologen zur Information und Einarbeitung nützlich sein können. Weiter ist aber auch eine Gruppe von Büchern anzuschließen, die vor allem Taucherlebnisse berichten: auch hier ist nach Angaben zu suchen, die für den Hydrobiologen auswertbar sein könnten.

Jeder, der einmal die bunte Welt tropischer Korallenriffe oder subtropischer Felsküsten unter Wasser erlebt hat, weiß von dem Zauber dieser Landschaft und ihrer Bewohner, und es ist gut verständlich, daß immer mehr Liebhaber sich leidenschaftlich der „feuchten Passion" zuwenden. Und in warmen Meeren ist das Tauchen für den Biologen auch bereits zu einer Selbstverständlichkeit geworden. Um so wichtiger, daß die Gefahren bekannt sind und eine gründliche Unterweisung vorangeht.

Leider hat der Tauchsport in nicht seltenen Fällen Entgleisungen gezeigt. Abgesehen von sektiererhaften Übertreibungen sind viele Taucher rekordsüchtig. Wenn vielleicht auch das Prinzip der Leistungssteigerung und des Leistungsmessens im Charakter des Sports liegt, so ist beim Tauchen neben der Gefahr für das Leben des Tauchers selbst aber die Gefahr für die Natur hervorzuheben. Zur „Kriegsbemalung" des Tauchers scheinen immer raffinierter konstruierte Speere und Harpunen — zum Teil elektrisch gesteuert — zu gehören, und gar zu gern lassen sich diese Helden dann mit der Beute photographieren. Es wimmelt von Jagdberichten, und der Gipfel ist, wenn man einen Hai zur Strecke gebracht hat. Viele Taucher nehmen verständigerweise schon Abstand von — sogar internationalen — Unterwasserjagd-Meisterschaften, bei denen in gegebener Zeit möglichst viele Kilogramm Fische zu erbeuten sind. Doch sehr viele noch beschränkten sich nicht als stille Gäste auf das Beobachten der „schweigenden Welt" unter Wasser, sondern sie wollen Trophäen heimbringen, wobei mangels geeigneter Konservierungsmöglichkeit das Photo mit der gespeerten Beute der ganze „Sinn" dieses Vandalismus ist. Dies als „Jagd" zu bezeichnen, ist für die wirklichen Jäger schon eine Beleidigung. Und an manchen Küstenzonen wird bereits über eine beträchtliche Dezimierung der Fauna geklagt. Leider bieten manche Bücher in ihren Berichten und ihrer Aufmachung dieser Sportentartung Vorschub. Achtung und Rücksichtnahme gegenüber der Wunderwelt unter Wasser sollte zum Ehrenkodex jeden Tauchers gehören, dem gute und wahre Beobachtungsberichte eine Hilfe und ein Ansporn sein können, doch müssen diese eben ohne Verzerrungen sein — auch ein *Manta* ist kein „Teufel"! Überhaupt kann man vielfach einen seltsamen Gegensatz bemerken: zum einen eine Verharmlosung der

Gefahren, zum anderen aber aufgebauschte Berichte des „Helden". Und „Tiefsee" ist all der Küstenbereich der Taucher nicht, denn Tauchkugel und Batyscaph gehören nicht in diesen Komplex.

Empfehlend sei auf das Buch von J. Dugan „Forscher und Taucher im Meer" hingewiesen. Es wird hier die Entwicklungsgeschichte des Tauchens dargestellt (Übersetzung aus dem Englischen). Dugan ist ein versierter Tauchtechniker, der auch mit Cousteau zusammenarbeitete und aus eigener Erfahrung z. B. die „Werkstätte des Hephästos" schildert, also Firmen die Taucherausrüstungen erproben und herstellen. Der Abschnitt „Professoren mit Schwimmflossen" zeigt die wissenschaftliche Arbeit unter Wasser. Es ist im ganzen eine kurzweilige, nicht ausschließlich auf den Sporttaucher zugeschnittene Schilderung.

Das Drumunddran der Tauchtechnik wird von Klingbeil und Kühlmann in ihrem Buch „Sporttauchen" behandelt. Klingbeil ist Ingenieur und hat die Geräte behandelt, verknüpft mit einer historischen Darstellung. Hierbei werden auch Tauchapparaturen dargestellt, wie sie für das Arbeits- und Tiefseetauchen Verwendung finden. Gegenüber dieser Rahmenüberschreitung des Buches wird in diesem die Technik des Flossentauchens nur recht kurz abgehandelt, so daß der krasse Tauchanfänger hieraus wohl kaum die erforderlichen Informationen gewinnen könnte. Mit Verwunderung stellt man fest, daß das Buch auch Abschnitte über die Handhabung des „Kutters K 10", über seemännische Knoten, über Winken und Morsen enthält. Dann folgt ein langer Abschnitt über „Die Unterwasserjagd", wobei vor allem „Jagdspiele" dargestellt werden. Nützlich kann der Abschnitt über Rettungsschwimmen und Erste Hilfe sein, wenn er auch nicht unbedingt in ein solches Buch gehört. — Der Diplombiologe Kühlmann behandelt Unterwasserfotografie und -film, eine kurze, aber aufschlußreiche Darstellung. Der Abschnitt über die Physiologie des Sporttauchens ist vorzüglich, die vorhergehende Einführung über den menschlichen Körper überschreitet dagegen den Rahmen des Buches. Wünschenswert wäre dagegen eine Darstellung über typische Tauchunfälle und ihre Vermeidung.

Auch vorwiegend die Tauchtechnik wird in dem Buch von D. Rebikoff „Licht im Meer" behandelt, eine Übersetzung aus dem Französischen. Man stolpert allerdings gleich über das erste Kapitel, in welchem die Hypothese vertreten wird, der Mensch sei früher ein Fisch gewesen, wofür „Argumente" gebracht werden. Auch sonst sind die Überschriften der Abschnitte reichlich primitiv und reißerisch, was zum Teil allerdings auf Konto des Bearbeiters der deutschen Ausgabe geht. Die autonomen Tauchgeräte werden kurz geschildert, ausführlich wird die Tauchtechnik selbst behandelt, gut ein Abschnitt über Tauchunfälle. Der Abschnitt über die Unterwasserfotografie, mit Beschreibung eines selbst entwickelten und herausgestellten Elektronenblitzgerätes, ist im ganzen dürftig. Er enthält auch manche Irrtümer (Belichtungszeit auf dem Lande bei 44000 Lux und Blende 1 : 5.5 = $^1/_{100}$ sec. und nicht $^1/_{10}$ = Druckfehler; in der französischen Ausgabe richtig); die Durchsichtigkeit des Wassers im Tyrrhenischen Meer entspricht nicht „zweimal destilliertem Wasser": diese Angabe trifft zwar für den Gelbstoff zu, doch muß die Suspensionstrübung mit berücksichtigt werden. Die ablehnende Stellungnahme gegenüber dem Kolbenblitz dürfte nicht zutreffen. — Im ganzen ein Buch, das in den meisten Kapiteln keine wirklich umfassende Information gibt und viele Wünsche offen läßt; auch die beigegebenen Farbphotos sind technisch unzureichend.

Auf eigener umfassender Erfahrung basierend gibt das Ehepaar Carriers in dem 1960 erschienenen Buch „dive: The Complete Book of Skin Diving" einen technischen Leitfaden für das Sporttauchen. Er beginnt mit einem historischen, nett illustrierten Abschnitt. Die ozeanographisch-biologische Einleitung läßt unbefriedigt (zoologische Gattungsnamen groß schreiben!). Die wertvollen Kapitel sind die über die Tauchtechnik. Man staunt bei der Durchsicht der Seiten auch, was es alles an Unterwasser-Waffen gibt! Die Unterwasser-Photographie wird — knapp — behandelt. Im ganzen spiegelt das Buch die Freude der Verfasser an ihrer Liebhaberei. Die Hinweise zur Vermeidung von Unfällen sollte jeder Taucher beherzigen. „Nearly all diving accidents happen when common sense is not used".

H. Schenk, jr. & H. Kendall veröffentlichten 1954 einen recht kompletten Leitfaden „Shallow Water Diving and Spearfishing" als Erweiterung eines 1949 erschienenen Buches. Die aufgeführten technischen Geräte gehen über den für Sporttaucher üblichen Rahmen hinaus. Ausführlich werden die verschiedenen Harpunensysteme geschildert. Das Buch ist umfangreich

illustriert. Das eingeschobene Kapitel „The ocean and its inhabitants" ist dagegen viel zu dürftig, als daß Tauchern hier eine Anleitung geboten würde; auch die Abbildungen hierzu sind ungenügend — man hätte am besten ganz auf diesen Abschnitt verzichtet.

Wohl die zur Zeit ausführlichste und darüber hinaus beste Gesamtdarstellung der Tauchtechnik bietet der „Führer durch die Unterwasserwelt" von L. Kenyon, deutsche Übersetzung aus dem Englischen mit dem Haupttitel „Tauch mit". Das kleinformatige Buch bietet auf den 460 Seiten eine gründliche Darstellung der Tauchgeräte und ihrer Verwendung, wobei der Autor als langjähriger Mitarbeiter Cousteaus einen Schatz eigener Erfahrungen mitteilen kann. Der Stil hebt sich wohltuend von manchen anderen Büchern ab. Auch die medizinischen Betrachtungen sind erschöpfend und nützlich, ebenso wie das recht kurze, aber gute Kapitel über die Unterwasserfotografie. Etwa ein Drittel des Buches bietet einen Leitfaden über die Tierwelt unter Wasser, vorwiegend des Mittelmeeres, ferner Angaben über die englischen Küsten. Diese Darstellung war entsprechend der Zahl der in Frage kommenden Tiere schwierig; Kenyon hat es in glücklicher Weise verstanden, vom „Blickpunkt" des Tauchers aus die wesentlichen Fische, Echinodermen, Mollusken u. a. zu schildern, mit morphologischen Einleitungen und Angaben über das Vorkommen, weiter mit Aufführung der lateinischen und deutschen-französischen-englischen-italienischen-spanischen Namen und mit guten Zeichnungen: im ganzen also eine für den Taucher, der sich wirklich mit der Unterwasserwelt beschäftigen will, vorzügliche Einführung. Auf dieses Buch sei also ganz besonders empfehlend hingewiesen.

Weiterhin sind nun Bücher spezieller über die Technik der Unterwasserphotographie zu besprechen

H.-U. Richter schildert in dem Buch „Unterwasser-Fotografie und -Fernsehen" sehr ausführlich und gut die physikalischen Voraussetzungen; gerade diese Abschnitte dürften dem Hydrobiologen zur Vorbereitung eigener Arbeiten wichtig sein. Auch die Unterwasserkameragehäuse verschiedener Typen werden behandelt und mit vielen Aufnahmen belegt (ferner Angaben zum Selbstbau von Gehäusen). Auch Fernsehanlagen werden geschildert. Die beigegebenen Naturaufnahmen, vor allem die Farbphotos, wären zum Teil durch schärfere und farbechtere zu ersetzen. Für den Biologen von Interesse sind zwei angefügte Abschnitte über Unterwasserfotografie in der Botanik (Prof. R. Biebl) und in der Zoologie (Dr. J. Eibl-Eibesfeldt). Die Bibliografie zum Gesamtbuch umfaßt 788 Titel!

Das in 2. Auflage vorliegende amerikanische Buch von H. Schenck and H. Kendall „Underwater Photography" ist weniger umfangreich als das von Richter, bietet jedoch eine recht befriedigende und auch erschöpfende Zusammenstellung der Kameratypen und der Belichtungs- und Aufnahmetechnik. Von besonderem Interesse sind die mit dem Benthographen gemachten Tiefseeaufnahmen.

Weiter ist noch die kleine, in der Reihe „Der Foto-Dienst" erschienene, reich bebilderte Broschüre von D. Rebikoff „Unterwasser-Aufnahmen" zu behandeln: manche Einwände! Die Objekte „nähern" sich unter Wasser nicht durch die Refraktion (S. 13), sondern ihre Entfernung ist scheinbar verkürzt, wobei der Wert nicht ein Drittel, sondern ein Viertel der tatsächlichen Entfernung beträgt. Gehäuse mit Druckausgleich (S. 20) werden nur erwähnt, „damit sie nicht in Vergessenheit geraten" (Richter, S. 125, und Schenck & Kendall, S. 33 u. 43, werten sie als die modernsten Typen). Gefährlich die Angabe (S. 28), daß man vor dem Tauchen ohne Gerät „nicht ganz ausatmen" und „nicht zuviel Luft in der Lunge" behalten soll: beim etwas tieferen Tauchen ist zumindest eine normale Luftfüllung der Lungen unbedingt erforderlich! Beim Gerätetauchen steigt man nach Rebikoff mühelos auf und „verweilt noch 1 Minute in 3 m Tiefe: bei längerem Tauchen unter 15 m Tiefe ist diese Zeit wesentlich zu kurz. Bei den beigegebenen Photos glaubte man nicht auf gespeerte Fische und Kraken verzichten zu können, wobei perspektivische Verzeichnungen die Beute optisch vergrößert erscheinen lassen. Ist das Zackenbarsch-Porträt (S. 15) nicht eine Aquarienaufnahme?

Reich ist das Angebot an Erlebnisberichten. Gerade in diesen Büchern sucht der Hydrobiologe nach Beobachtungen und Hinweisen in der berechtigten Erwartung, daß das Tauchen eine beträchtliche Ausweitungsmöglichkeit für das Studium der Wasserlebewelt bietet.

An erster Stelle sind hier die Bücher von Hans Hass zu nennen. In 3. Auflage erschien 1953 „Menschen und Haie", in 5. Auflage 1959 die Fortsetzung „3 Jäger auf dem Meeresgrund"; beide

Bücher mit vielen Aufnahmen unter und über Wasser, mit sehr persönlichen Schilderungen, die mehr Erlebnisse als Tatsachen über das Tierleben unter Wasser bringen. Man spürt die Begeisterung der drei Sporttaucher. — Das nach dem *Manta*-Rochen benannte Buch „Manta, Teufel im Roten Meer" ist der Bericht über eine Reise 1949, das 1957 erschienene Buch „Wir kommen aus dem Meer" schildert „Forschungen und Abenteuer mit der Xarifa". In beiden Büchern hätte der Biologe eine gründlichere Schilderung der Forschungen gewünscht, die im Untertitel des Xarifa-Buches ja vor „Abenteuer" angeführt sind. So liest man zwar mit Freuden die Schilderungen über die Fahrten und ihre Zwischenfälle, aber biologische Tatsachen oder gar Forschungsergebnisse sind nur spärlich eingestreut. — Das 1955 erschienene Buch „Ich fotografierte in den 7 Meeren" stellt eine Art photographischen Sammelberichtes der Expeditionen dar. Im Text wird hier auf eine Wiederholung der Erlebnisschilderungen verzichtet, dafür bietet er eine sehr nützliche Zusammenstellung von Beobachtungen und technischen Erfahrungen. Vorzügliche Farb- und Schwarz-weiß-Aufnahmen werden zu einer Dokumentation des Lebens unter dem Meeresspiegel vor allem der Tropen; schade, daß man sich nicht darauf beschränkte, sondern auch hier auf eine gewisse Sorte publikumswirksamer Photos nicht glaubte verzichten zu können: „Gratulation mit Sektflasche auf dem Meeresgrund" ist nur ein Beispiel.

„Die schweigende Welt" von J. Y. Cousteau & D. Dumas ist eine Übersetzung der englischen Originalausgabe als Sonderausgabe zu dem gleichnamigen Film. Es ist ein Erlebnisbericht des berühmten Tauchpioniers. Die Qualität der Aufnahmen ist leider im Vergleich zu dem herrlichen Film und auch zu vielen Photos von Hass geringer. Es fehlt die lateinische Bezeichnung der aufgenommenen Tiere, so daß das Buch zoologisch wenig ergiebig ist.

Ph. Taillez, einer der großen französischen Tauchpioniere, gibt in seinem jetzt deutsch erschienenen Buch durch die Schilderung seiner Taucherlebnisse und -erfahrungen praktisch eine Entwicklungsgeschichte der modernen Taucherei, beginnend mit den ersten Tauchabstiegen als junger Marineoffizier 1937 vor den Klippen von Marseille, dem Drehen der ersten Unterwasserfilme, dann Berichte über Wracktauchen, Erkunden unterirdischer Quellen, Ausräumen von Amphoren und Säulen aus einer hellenischen Galeere bei Mahdia an der afrikanischen Küste, Tauchen vor der Küste von Annam. Weiter werden die Tauchunternehmen der Tiefseeboote geschildert. Gute Abbildungen; im ganzen ein Buch, das auf vielseitiges Interesse stoßen wird. Auch eine Reihe biologischer Beobachtungen ist anzumerken; einige unrichtige Namen gehen wohl auf Kosten der Übersetzung.

Das Buch „Moana" von B. Gorsky ist der Erlebnisbericht einer Segelschiffsreise von Frankreich in den Stillen und Indischen Ozean, ein „Ausflug ins Paradies", in welchem allerdings tüchtig gespeert wird; und oftmals fragt man sich bei der Lektüre, ob das Suchen dieser Erlebnisse einziger „Sinn" einer solchen Reise sein sollte. Es ist im ganzen aber eine kurzweilige Reisebeschreibung mit interessanten Aufnahmen.

Curt Lindblat beschreibt die Reise schwedischer Sporttaucher ins Rote Meer, bei welcher auch, in Zusammenarbeit mit Prof. Gohar, biologische Beobachtungen gemacht wurden; interessante Bilder in Kupfertiefdruck, ein redlicher Bericht!

R. Stenuit beschreibt (Übersetzung aus dem Französischen) eine Expedition zur Suche nach den am Grunde der Vigo-Bucht an der spanischen Atlantikküste liegenden spanischen Gallionen: ein interessanter Bericht mit historischer Beschreibung, alten Dokumenten und Photos der Funde.

Als letztes ist der große Band von H. Heberlein „Unterwasserwelt" zu referieren, der für interessierte Laien gedacht ist, eine ozeanographische Einleitung, eine Darstellung der Geschichte und der Praxis des Tauchens enthaltend. Vorzüglich ist der größte Teil der von verschiedenen Autoren beigesteuerten Aufnahmen. Im ganzen ein Buch, das Freude macht und manche Anregungen bietet, auch dem, dem diese Unterwasserwelt nur durch Literatur und Film zugänglich ist. Wichtiger als der Name des Photographen wäre bei den Bildern die Angabe gewesen, wo die Aufnahme entstanden ist; auch fehlt fast immer die Bestimmung. Das ausführliche Literaturverzeichnis ist besonders zu vermerken.

H. Caspers

LIBRARY
BUREAU OF COMMERCIAL FISHERIES
U. S. FISH AND WILDLIFE SERVICE
P. O. BOX 3830
HONOLULU HAWAII